



FOR THE PEOPLE  
FOR EDVCATION  
FOR SCIENCE

LIBRARY  
OF  
THE AMERICAN MUSEUM  
OF  
NATURAL HISTORY













**MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.**

5906.43 N  
cx  
**EINE ZEITSCHRIFT**

**FÜR**

**ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.**

**HERAUSGEGEBEN**

**VON**

**CARL GEGENBAUR,**

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

**DREIZEHNTER BAND.**

**MIT 28 TAFELN UND 23 FIGUREN IM TEXT.**

**LEIPZIG**

**VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.**

**1888.**





## Inhalt des dreizehnten Bandes.

### Erstes Heft.

Ausgegeben am 7. October 1887.

	Seite
Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Von C. Gegenbaur . . . . .	1
Über die Arterienbogen der Wirbelthiere. Von J. E. V. Boas. (Mit Taf. I.) . . . . .	115
Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Von F. Hochstetter. (Mit Taf. II—IV und 7 Holzschn.) . . . . .	119
Zur Kenntniss der Fortpflanzung von <i>Euglypha alveolata</i> Duj. Von F. Blochmann. (Mit Taf. V und 1 Holzschn.) . . . . .	173
Zur Eintheilung der Gesichtsmuskulatur, speciell des <i>Musc. orbicularis oculi</i> . Von G. Ruge . . . . .	184

### Zweites Heft.

Ausgegeben am 13. December 1887.

Über die karyokinetische Kerntheilung der <i>Euglypha alveolata</i> . Von W. Schewiakoff. (Mit Taf. VI—VII und 3 Holzschn.) . . . . .	193
Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel. Von E. Mehnert. (Mit Taf. VIII—X und 4 Holzschn.) . . . . .	259
Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Von F. Maurer. (Mit Taf. XI—XIII und 6 Holzschn.) . . . . .	296
Die Kiemen und ihre Gefäße bei Urodelen und Anuren. Von F. Maurer	383

### Drittes Heft.

Ausgegeben am 28. Februar 1888.

Über <i>Gonaetia prolifera</i> Sars, eine durch Quertheilung sich vermehrende Actinie. Von F. Blochmann und C. Hilger. (Mit Taf. XIV und XV.)	385
Ein Beitrag zur Kenntniss der Kiemenpalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbelthieren. Von E. Liessner. (Mit Taf. XVI.) . . . . .	402
Das Gehirn und die Cranialnerven von <i>Acipenser ruthenus</i> . Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes. Von N. Goronowitsch. (Mit Taf. XVII—XX.) . . . . .	427

## Viertes Heft.

Ausgegeben am 4. Mai 1888.

	Seite
Das Gehirn und die Cranialnerven von <i>Acipenser ruthenus</i> . Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes. (Schluss.) Von A. Goronowitsch. (Mit Taf. XXI—XXIII.) . . . . .	515
Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. Von F. Hochstetter. (Mit Taf. XXIV.) . . . . .	575
Über die Polypodie bei Insekten-Embryonen. Von V. Graber. (Mit Taf. XXV und XXVI.) . . . . .	586
Anatomisches über Cetaceen. Von M. Weber. (Mit Taf. XXVII—XXVIII und 2 Holzschn.) . . . . .	616
Bemerkungen zu den Publikationen über die Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern. Von F. Blochmann . . . . .	654

# Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes,

im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft

von

C. Gegenbaur.

---

In der Geschichte der Wirbelthier-Morphologie bildet die erste Erkenntnis von der Ähnlichkeit der Zusammensetzung des Schädels mit jener der Wirbelsäule eine Epoche, mit der ein bedeutsamer Umschwung in den anatomischen Vorstellungen beginnt. Die »Wirbeltheorie« des Schädels ist seit GOETHE und OKEN stehendes Thema geblieben. Die Versuche des Weiterbaues derselben erfolgten lange Zeit in der ursprünglichen Richtung und boten mannigfaltige, je nach der Individualität der Forscher wechselnde Gestaltungen. Auch an Einsprache hat es nicht gefehlt, die in einem primitiveren Zustande des Craniums, vor der Knochenbildung, jene Gliederung vermissend, die Anwendung jener »Wirbellhre« auf das Cranium von der Hand wies. So ist es schon vor langer Zeit von C. VOGT (Nr. 54, pag. 99) geschehen. Die knöchernen Skelettheile blieben dennoch der Ausgangspunkt. Der fertige, vollendete Zustand des Kopfskeletes bot sich immer wieder als Objekt der Prüfung auf Wirbel, deren Zahl eben so verschieden war, wie die Art ihrer Zusammensetzung aus einzelnen Schädelknochen. Diese Periode fand ihren Abschluss mit HUXLEY's Untersuchungen über das Kopfskelet der Knochenfische. Es ist nicht bloß der einheitliche Zustand des primordialen Knorpel-Craniums, sondern vielmehr der Nachweis der großen Verschiedenheit seiner knöchernen Theile von Wirbeln, womit der Widerspruch gegen die bisherige Wirbeltheorie erhoben ward. Weder in den früheren Zuständen des Schädels, noch in der späteren Zusammensetzung desselben seien Wirbel als reale Bestandtheile nachweisbar. Es war nicht zu leugnen, dass, wenn selbst in einer tiefer-



stehenden Wirbelthier-Abtheilung nichts Wirbelartiges im Schädel sich fand, bei den höheren Abtheilungen um so weniger von »Schädelwirbeln« gesprochen werden konnte, als diese »Wirbel« zum Theile aus »Hautknochen« sich aufbauten.

Aber damit war die Frage doch noch nicht aus der Welt geschafft. HUXLEY'S Forschungen konnten nur in so fern befriedigen, als sie zeigten, dass der Weg, auf dem man bisher zu einem Einblicke in die Beziehung des Schädels zur Wirbelsäule zu gelangen suchte, nicht der richtige war. Die Kritik hatte gesprochen, sie hatte das Verdikt über die »Wirbeltheorie« gefällt und in dem Nachweise des Fehlens von Wirbeln einen Fortschritt angebahnt. Aber das, was sie an die Stelle der Wirbeltheorie setzte, genügte nicht, um die Frage als beantwortet anzusehen. Denn der Schädel war damit wieder etwas dem übrigen Skelete Fremdes geworden, und es blieb unverständlich, wie sich da ein Skeletkomplex bildete, an dem Manches, wie die Kiemenbogen, auf eine unzweifelhafte Metamerie hinwies, während am eigentlichen Cranium nichts davon zu erkennen war.<sup>1</sup>

Ich habe den Versuch gemacht, von einer anderen Seite her einen Weg zu finden. Nachdem ich erkannt hatte, dass für das Verständnis des Skeletes der Gliedmaßen der Wirbelthiere nicht von den Fischen mit knöchernem Skelete, sondern von noch niedereren Formen auszugehen sei, mussten sich die Selachier auch für das Kopfskelet als die günstigeren Objekte darbieten. So weit es damals zu übersehen war, fand sich aber auch bei diesen nichts direkt, weder auf eine metamere Zusammensetzung, noch auf eine metamere Genese des eigentlichen Craniums Beziehbares. Es musste daher die Hoffnung aufgegeben werden, die Frage aus dem Objekte selbst zu lösen. Wenn es aber dabei aus manchen Gründen wahrscheinlich geworden war, dass eine ursprünglich auch am Cranium bestandene Metamerie mit der Entstehung des Knorpelcraniums ihr Ende fand, so war bei jenen Fragen von der Rücksichtnahme einzig auf die Skeletgebilde abzustehen. Aus dem Zusammenhange des Ganzen ergab sich ein volleres Verständnis. Da boten sich vor Allem die Nerven dar. Von diesen aus dem Cranium heraustretenden Theilen waren Schlüsse auf das Cranium zu ziehen. Außer dem Visceralskelet hatte ich daher auch die Kopfnerven verwerthet, und indem ich das Cranium der Selachier auch in seinen mannigfachen Anpassungen an die Sinnesorgane darlegte, gestaltete sich die Frage der Wirbeltheorie des Schädels zu einem Problem der Phylogenese des gesammten Kopfes.

Man konnte sehen, dass die Selachier eine für die Morphologie der gesammten gnathostomen Wirbelthiere außerordentlich wichtige Abtheilung seien. Viele sind mir auf diesem Wege gefolgt, und die einmal angeregten Fragen sind der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Die in ihrer großen Bedeutung sehr wenig beachtet gewesenen Selachier traten mehr in den Vordergrund. Auch hat man begonnen bei Vergleichen des Skeletes noch an andere Organsysteme anzuknüpfen. Die vergleichende Anatomie hat vieles für das Schädelproblem Wichtiges ans Licht gebracht, und noch umfänglicher sind die Leistungen der ontogenetischen Forschung gewesen. So liegt jetzt ein reiches Material von Thatsachen zu Tage, welche sich auf jenes Problem beziehen. Prüfen wir, wie weit diese Thatsachen einer Förderung unserer Einsichten in die Phylogenese des Kopfes dienen und damit den Erwartungen entsprechen, welche die Inangriffnahme der genannten Aufgabe von Seite der Ontogenie mit Recht entstehen ließ.

In den folgenden Blättern werde ich die auf die Metamerie des Kopfes bezüglichen Angaben in einzelne Abtheilungen sondern, je nach den Organen, von denen ausgegangen wird. Es sind diese nach der Zeit ihres Erscheinens 1) die mesodermalen Metameren und ihre Derivate, 2) die Kiemenbogen, resp. die sie trennenden Spalten, 3) das Verhalten der ventralen und dorsalen Metamerentheile des Kopfes. 4) die Nerven und 5) die Skeletgebilde. Daran soll 6) ein Überblick über die gewonnenen Resultate sich reihen. Es scheint mir zweckmäßig, überall die Selachier im Vordergrunde stehen zu lassen und erst in zweiter Reihe auf andere Abtheilungen einzugehen, wo dieses zur Erläuterung dienen kann. Dieses dürfte um so mehr gerechtfertigt sein, als gegenwärtig wohl die Mehrzahl der Forscher die Bedeutung der Selachier, wie ich es längst hervorgehoben, gleichfalls anerkannt und den bei ihnen gefundenen Thatsachen fundamentalen Werth beizumessen pflegt, als den Ergebnissen aus anderen Abtheilungen.

## 1. Urwirbel oder Mesodermsegmente (Somite).

Das wichtigste Resultat der neueren embryologischen Forschung besteht in dem Nachweise des Vorkommens von Urwirbeln, Somiten oder Mesodermsegmenten in der Kopfreion, denselben mesodermalen Metameren wie sie für die Rumpfreion schon längst bekannt waren. Von BALFOUR theilweise erkannt, wurden sie von M. MARSHALL (Nr. 29)

genauer beschrieben. Von VAN WILHE (Nr. 59) sind neun angegeben worden. Dass darin etwas Ursprüngliches sich ausdrückt und ein Zeugnis für die Metamerie des Kopfes besteht, wird von keinem Forscher bestritten. Es fragt sich nun, *wie weit die Tragkraft des phylogenetischen Werthes dieser Gebilde sich erstreckt*. Zu diesem Zwecke ist das Verhalten derselben, wie es VAN WILHE sehr sorgfältig geschildert hat, näher zu prüfen. Die mesodermalen Bildungen am Kopfe scheiden sich in eine dorsale und eine ventrale Region, die der ersteren sind metamer gegliedert, stellen die Urwirbel oder Somiten vor. Das ventrale Mesoderm (die Seitenplatten) theilt sich mit dem Auftreten der Kiemenspalten gleichfalls in metamere Abschnitte, die Kiemensbogen. Wir haben also dorsal- wie ventral metamere Gebilde. In den dorsalen, oder den »Urwirbeln« treten Höhlungen auf (Kopfhöhlen). Auch in den ventralen Gebilden, den primären Kiemensbogen, zeigen sich solche. An den ersten Kiemensbogen sind diese Höhlen unter einander im Zusammenhang. Das erste Somit entbehrt des Zusammenhanges mit dem ventralen Mesoderm. Die Höhle des zweiten Kopfsomites kommuniciert mit der Höhle des primitiven ersten Kiemensbogens (des Kieferbogens), die des dritten mit jener des zweiten primitiven Kiemensbogens (des Hyoidbogens). Für die folgenden Metamere geht die Sonderung der dorsalen und ventralen Abschnitte früher vor sich, als die Höhlenbildung in denselben auftritt. Es kann also nicht mit derselben Sicherheit wie bei den beiden vorgenannten Metameren (jenen, welchen Kiefer- und Zungenbeinbogen angehört) auf die Zusammengehörigkeit der dorsalen und ventralen Theile geschlossen werden. Von den Veränderungen, welche die ursprünglich epithelialen Anlagen eingehen, interessiren uns vornehmlich jene der dorsalen Abschnitte, die von VAN WILHE als »Myotome« bezeichnet werden. Das erste lässt die Mm. obliquus inferior, rectus superior, rectus inferior und rectus internus hervorgehen: das zweite den M. obliquus superior, und das dritte den M. rectus externus. Das vierte verschwindet sehr frühzeitig. Aus dem fünften sollen dichtgedrängte Zellen entstehen, unbekannter Bestimmung. Das sechste ist rudimentär, das siebente, achte und neunte bieten wieder andere Veränderungen, auf welche noch speciell zurückzukommen ist. Sie haben sich dorsalwärts verlängert, das neunte auch ventralwärts, und aus dieser Verlängerung, sowie jener der beiden vordersten Rumpf-myotome sah VAN WILHE den M. coraco-hyoideus hervorgehen.

Aus diesen Verhältnissen ist vor Allem zu ersehen, dass den Kopfsomiten ein sehr *ungleicher Werth* zukommt in Bezug auf die von



ihnen entstehenden Gebilde. Wie sehr man auch ein Recht hat, aus der Gesamterscheinung auf eine ursprüngliche Metamerie auch der dorsalen Kopfregion zu schließen, so hat man doch nicht zu verkennen, dass im Bereiche dieser Metamerie bedeutende Umgestaltungen vor sich gegangen sind. Ein vollgültiges Zeugnis für das ursprüngliche Verhältnis liegt ferner desshalb nicht in jenen Kopfsomiten, weil sie bereits eine Reduktion der Zahl kund geben. Das fünfte Somit entspricht dem dritten Visceralbogen (1. Kiemenbogen), mit dessen Mesoderm es zusammenhängt, das neunte würde also noch einem siebenten Visceralbogen oder einem fünften Kiemenbogen entsprechen. Nun sind aber bei den Notidaniden sechs und sieben Kiemenbogen bekannt, und VAN WIJHE selbst giebt zu, dass die Notidaniden als Repräsentanten älterer Formen der Haie zu gelten haben. Eine solche Annahme hätte aber keinen Sinn, wenn man nicht zugeben wollte, dass auch den übrigen Haien einmal eine größere Anzahl von Kiemenbogen zukam, oder vielmehr dass die Haie mit fünf Kiemenbogen von solchen abstammten, die eine größere Kiemenbogenzahl besaßen. Stimmt man aber damit überein, so wird es klar, dass in der Zahl der angelegten Kopfsomite, wie sie VAN WIJHE uns vorführt, bereits eine Reduktion eingetreten sein muss. Denn soll aus jener Zahl auf die Phylogenese geschlossen werden, so müssten, vorausgesetzt dass diese Somite sich auf die gesamte Metamerie des Kopfes beziehen, wie VAN WIJHE es annimmt, auf das neunte Kopfsomit noch mindestens zwei Somite folgen. Das ist aber keineswegs der Fall. *Aus der Anzahl der Kopfsomite entspringt also kein zuverlässiges Zeugnis für die Phylogenese.*

Gegen meine Argumentation kann man einwenden, dass sie dorsale Gebilde mit ventralen in Zusammenhang bringt, die dorsalen Kopfsomite mit den Kiemenbogen, die entschieden ventraler Natur sind. VAN WIJHE bestätigt, was bereits BALFOUR und M. MARSHALL aussagten, dass die Metamerie der Mesodermgebilde im Kopfe, bestimmt im vorderen Kopftheile, unabhängig von der Bildung der Kiementaschen erfolge. Da durch letztere aber die ersten Kiemenbogen sich anlegen, so kommt auch diesen eine gewisse Unabhängigkeit von der dorsalen Metamerie des Kopfes zu. Aber VAN WIJHE selbst bringt die dorsale und ventrale Metamerie unter einander in Zusammenhang. Während das dritte Kopfsomit unzweifelhaft dem Hyoidbogen angehört, indem seine Höhle eine Zeit lang mit jener des Hyoidbogens kommuniziert und das fünfte Somit mit dem Mesoderm des dritten Visceralbogens oder des ersten sekundären Kiemenbogens

zusammenhängt, also zu diesem gehört, ist das vierte Somit ohne ihm entsprechenden Kiemenbogen, steht vielmehr mit dem Mesoderm des Hyoidbogens in Verbindung. Wir nehmen diese Beobachtung VAN WIJHE's als richtig an, wenn auch frühere Angaben anders lauten. VAN WIJHE folgert daraus, dass der Hyoidbogen zwei Kopfsomiten entspräche und eigentlich *zwei* Bogen repräsentire, ja dass da auch einmal eine Kiementasche vorhanden gewesen wäre. In dieser Annahme sieht er die Bestätigung einer durch eine frühere, vergleichend-anatomische Arbeit gewonnenen Meinung. Da wir auf diese Arbeit noch zurückkommen werden, haben wir es hier nur mit der ontogenetischen Stütze jener Ansicht zu thun. In dieser Beziehung ist von Bedeutung, dass das Schwinden von Kiementaschen und Kiemenbogen nichts Unbekanntes ist, dass diese Reduktion aber nur an zwei Stellen besteht, vorn und hinten am Kiemenapparat<sup>1</sup>. Vorn ist es die erste Kiemenspalte, welche auf das sogenannte Spritzloch sich reducirt, und am hinteren Ende sind es die schon oben angeführten Reduktionen. Dass innerhalb der Kiementaschen-Serie eine solche Tasche gänzlich verschwände, ist absolut unbekannt. Auch enthält der Hyoidbogen nur eine einzige Höhle, wie VAN WIJHE selbst angiebt, nicht deren zwei, wie man erwarten müsste, wenn zwei Bogen ihm zu Grunde lägen. Es muss also als Fiktion gelten, zur Erklärung der Existenz zweier dem Hyoidbogen zugetheilten Kopfsomite, das zu Grundegegangensein einer Kiementasche aufstellen zu wollen. Dazu besteht keinerlei Zwang. Wenn man einmal sich nicht mit der einfachen Thatsache bescheiden will, so bleibt doch noch die Annahme, dass die ventrale Metamerie des Kopfes nicht ganz mit der dorsalen, wie sie ontogenetisch vorliegt, zusammenfalle, oder dass das dritte und vierte Somit die Theilungsprodukte einer einzigen vorstelle. Vielleicht ist Letzterem die Berücksichtigung der Örtlichkeit ihres Vorkommens günstig. Sie finden sich im Bereiche der Kopfkrümmung.

Abgesehen von diesen beiden dem Hyoidbogen zukommenden Somiten würden die Kopfsomite der Metamerie des Kiemenapparates entsprechen, und es wäre VAN WIJHE in dieser Auffassung beizustimmen, wenn nicht bezüglich der drei letzten Somite eine andere Betrachtungsweise nothwendig würde.

<sup>1</sup> Bei serial angelegten Körpertheilen gehört es zu den Seltenheiten, dass innerhalb der Reihe ein Ausfall stattfindet. Wo ein solcher in der That vorkommt, ist er meist an eine Differenzirung der gesammten Reihe in besondere kleinere Organgruppen geknüpft.

Wie verhält es sich nun mit dem ersten oder präoralen Somite? Von ihm sind manche Eigenthümlichkeiten beschrieben worden. VAN WILHE hält es für zweifelhaft, ob es mit einem ventralen Abschnitte in Verbindung stehe, jedenfalls hängen seine Wände nicht mit den Seitenplatten zusammen. Dagegen communiciren die beiderseitigen Cavitäten dieses Somites unter einander, unmittelbar vor dem Vorderende der Chorda dorsalis, welche die hintere dorsale Wand der Verbindung abwärts erreicht. VAN WILHE hält für möglich, dass eine vordere Verlängerung dieses ersten Somites ein durch die Bildung des Mundes abgeschnittenes Stück der Seitenplatten vorstelle, so dass sie der Wandung der Visceralbogenhöhle homolog sein würde. Bei diesem Bestreben, am vordersten Kopftheile die gleichen Verhältnisse herauszukonstruiren, wie sie postoral bestehen, ist übersehen, dass der Begriff der Seitenplatten *von der Lage* dieser Mesodermgebilde bestimmt und beherrscht wird. Nun existirt präoral weder ein Darm, noch ein anderer ventraler Körpertheil, so dass vernünftigerweise jenem ersten Somite auch keine ventralen Gebilde zugetheilt sein können. Betrachten wir demnach jenes Somit ohne den Zwang vorgefasster Meinung, so sehen wir in ihm einen Abschnitt von Mesodermgewebe, welcher in dem nur von dorsalen Theilen dargestellten Vorderende des Kopfes liegt. Es ist also dieses Somit in Vergleichung mit den übrigen in einem singulären Verhalten, welches sich aus jener Lagebeziehung erklärt. Darin, dass es viel später seine Höhle erhält als die nächstfolgenden, liegt auch eine gewiss beachtenswerthe Eigenthümlichkeit. Wenn man nun erwägt, dass in der Anlage der Kopfsomite *nicht die volle Rekapitulation eines primitiveren Zustandes gegeben ist*, da ja am Hintertheile des Kopfes nur so viel Somite bestehen als Kiemenbogen gebildet werden, dass also hier offenbar cänogenetische Zustände vorliegen, so schwächt sich dadurch das Vertrauen ab, welches man in diese Bildungen setzt. BALFOUR und MARSHALL leiten die Höhle des ersten Somites von jener des zweiten ab, was mit VAN WILHE's Angaben unvereinbar ist. Aber wenn ich auch die letzteren für richtig halte, so wird durch sie doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bereits im ersten Zustande eine Cänogenese besteht, dass dieses Somit nämlich ursprünglich vom zweiten entstanden ist, wenn ihm auch gegenwärtig eine selbständige Existenz zukommt. Ich lege dabei weniger Gewicht auf das Fehlen bezüglichlicher Seitenplatten, als auf die spätere Cölomentfaltung und auf Gründe, welche ich bei den Nerven aus einander setzen will. Das Eingehen auf diese Betrachtung des ersten Somites ward



veranlasst, um zu zeigen, dass auch andere Auffassungen möglich sind, und dass da, wo es sich um die Deutung ontogenetischer Befunde handelt, die Beziehung derselben auf niedere und noch *problematische* Zustände immer mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist.

Dieses bezeugt auch die verschiedengradige Ausbildung der übrigen Somite vom vierten an. Das vierte, fünfte und sechste können schon dadurch als rudimentär gelten. Dagegen fallen die letzten wieder durch Ausbildung von Muskelplatten auf. BALFOUR (Nr. 5, pag. 209) trägt sogar bezüglich der Zugehörigkeit der letzten drei oder vier Muskelplatten zum Kopfe Bedenken und sagt: »I have not the means« »of deciding whether they properly belong to the head, or may not« »really be a part of the true system of muscles, which has, to a« »certain extent, overlapped the back part of the head, but I am« »inclined to accept the latter view.« VAN WIJHE scheint diese vorsichtige Äußerung als den Ausdruck einer unsicheren Beobachtung zu nehmen. Wir kommen weiter unten nochmals darauf zurück, und wollen hier nur das außerordentlich verschiedene Verhalten dieser Kopfsomite als eine Instanz bezeichnen, welche zur Annahme eines primitiven Zustandes in denselben wenig Hoffnung giebt. Wir können demnach durch die Somite des Kopfes zwar die Metamerie des letzteren bestätigt sehen, finden darin aber die Zahl der Metameren nicht sicher bestimmt, da für die letzten durch ihre Verschiedenheit von den vorhergehenden Zweifel besteht, ob sie wirklich dem Kopfe angehören.

## 2. Kiemenspalten und Kiemebogen.

Die Ontogenese der Wirbelthiere hat die Kiemenspalten als taschenförmige Aussackungen des Entoderms kennen gelehrt, welche von der lateralen Wand der Darmanlage im Bereiche des Kopfes ausgehen, und schließlich das Ektoderm in Mitleidenschaft ziehen. Dieses bricht spaltförmig an der Stelle durch, wo es vom entodermalen Divertikel erreicht wird, und bildet damit die äußere Mündung einer Kiemenspalte. an deren Rändern Ektoderm und Entoderm in einander übergehen. Mag auch das Ektoderm an der Stelle der späteren Spalte eine Einsenkung darbieten, wie es z. B. von Raja beschrieben wird, und auch bei höheren Wirbelthieren beobachtet wurde (KÖLLIKER Nr. 24), so viel ist sicher, dass der Ausgang des Processes vom Entoderm anhebt und nicht vom Ektoderm. und dass ersteres den bedeutendsten Antheil an der Aus-

kleidung der Kiementasche besitzt<sup>1</sup>. In dieser Art der Genese zeigen die Kiemenspalten aller Wirbelthiere völlige Übereinstimmung. Eben so bekannt ist, dass alle Kiemenspalten postoral entstehen: das ist aus der Funktion der Kieme verständlich, denn das durch den Mund aufgenommene Wasser hat die Kiemen zu passiren, die an den Wänden der Tasche zur Entfaltung kommen.

Durch die Kiementaschen wird die Wandung der Kopfdarmhöhle in metamere Abschnitte zerlegt, welche als Kiemenbogen mit den Spalten ein Zeugnis für die Metamerie des Kopfes abgeben. So werden auch diese Gebilde für unsere Frage von Wichtigkeit. Aus den ontogenetischen Untersuchungen über Selachier ist bis jetzt eine ursprünglich größere Zahl dieser Spalten und damit auch der Bogen *nicht erwiesen* worden. Die Anzahl dieser Theile entspricht völlig jener, die wir vom ausgebildeten Zustand kennen, und die Ontogenie hat darin der vergleichenden Anatomie keinen Vorsprung abzugewinnen vermocht. Dagegen entstand die Frage nach Resten oder nach Andeutungen von Kiemenspalten, die mit jenen typisch bestehenden und allgemein anerkannten Spalten nichts zu thun haben, jedenfalls nicht in der Reihe derselben liegen. Mit den hierauf bezüglichen Angaben haben wir uns hier zu beschäftigen.

Durch die Spekulationen des Professor DOHRN in Neapel über den Ursprung der Wirbelthiere wurde die Meinung angeregt, dass auch *vor* den bei Selachiern längst bekannten Kiemenspalten noch andere Kiemenspalten bestanden hätten. Als solche präorale Kiemenspalten werden die Riechgruben signalisirt. MILNES MARSHALL (Nr. 28) hat versucht diese Meinung in einer größeren Arbeit zu begründen. Es soll eine große Ähnlichkeit im Verhalten der Riechgrube mit einer Kiemenspalte (visceral cleft) obwalten, sowohl in der Anlage des Organes, als auch in seiner Ausbildung, und die Falten der Riechmembran sollen auf dieselbe Art entstehen wie die Falten der Kiemen, denen sie entsprechen. »*Not only the Schneiderian folds and the gills appear at the same time and agree completely in structure, but in no other part of the body a similiar structure occurs, either at this or any other period.*« Eine fernere Stütze soll diese Meinung durch den Riechnerven erhalten, der ein segmentaler Nerv sei. Endlich bestehen noch Ausbreitungen der Mundhöhle

---

<sup>1</sup> Mit der Widerlegung der gegentheiligen Meinung, welche auch das Ektoderm sich betheiligen lässt, oder es für gleichgültig hält, ob Ektoderm im Spiele sei, wollen wir uns hier nicht beschäftigen.

(buccal cavity) nach den Riechgruben zu, welche auf eine ursprüngliche Kommunikation der Mundhöhle mit jenen Riechgruben hindeuten. Daraus folgert unser Autor: »*that the olfactory organ is the most anterior visceral cleft; that the olfactory nerve is the segmental nerve supplying the two sides of that cleft in a manner precisely similar to that, in which the hinder clefts are supplied by their respective nerves; and that the Schneiderian folds are homologues of gills*«. Mit dieser Auffassung harmonirt auch die Annahme, dass das Riechorgan nicht ererbt sein könne, welche Meinung man auch von den Vorfahren der Wirbelthiere haben möge. Denn bis jetzt könnten wir kein wirbelloses Thier, welches Riechorgane besitze, von welchem das Riechorgan der Wirbelthiere möglicherweise als ererbt abgeleitet werden könne. Daraus folge, dass die Wirbelthiere ihr Riechorgan entweder selbständig erworben, und vollständig von Neuem ausgebildet hätten, oder dass dasselbe aus einem vorher in einer anderen Funktion stehenden Organe sich umgebildet habe. Die erste Alternative, glaubt MARSHALL, muss als unhaltbar zur Seite gesetzt werden, und dann bleibt ihm natürlich nur die zweite: dass das Riechorgan eine Kieme war. Gegen diese Auffassung hat sich bereits BALFOUR (Nr. 6, pag. 287) erklärt, indem er die Beweisgründe MARSHALL'S erst dann für gewichtig hält, wenn von vorn herein die Existenz von Kiemenspalten in der Lage der Nasengruben wahrscheinlich wäre. Aber selbst dann findet BALFOUR noch in der Entstehung der Nasengruben aus dem Ektoderm (Epiblast) statt aus dem Entoderm (Hypoblast) eine nicht mit Erfolg zu beseitigende Schwierigkeit. Diesem gegenüber ward auch von W. K. PARKER die Nasengrube als Kiemenspalte gedeutet. WIEDERSHEIM sagt darüber: »*Denn wenn auch das Geruchsorgan selbst früher keine Kieme war, so existirte doch höchst wahrscheinlich eine solche an der betreffenden Stelle bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere.*« (Nr. 57, pag. 373.)

Wir haben es also mit zwei Meinungen zu thun, welche in der Nasalregion eine Kieme suchen. Die MARSHALL'sche, welche in der Riechgrube selbst eine Kiemenspalte sucht, und eine zweite Meinung, welche von BEARD (Nr. 7) gegründet, in obiger Gestalt von WIEDERSHEIM vertreten wird und in der Riechgrube ein Sinnesorgan sieht, welches zu einer nicht vorhandenen (!) Kiemenspalte gehört.

Da wir die letztere Meinung noch bei den Nerven näher berücksichtigen, ist hier nur hervorzuheben, wie jene Deutung bereits so weit des thatsächlichen Bodens sich ent schlagen hat, dass sie sich gar nicht die Mühe nimmt, das bestimmende Objekt, nämlich die Kiemen-



spalte, zu suchen, oder zu begründen, worauf die Existenz einer Kiemenspalte sich stütze. Sie statuirt ein Sinnesorgan, das zu einer Kiemenspalte gehören soll, die Kiemenspalte fehlt jedoch. Sehen wir nun, wie es mit der Hypothese von der Kiemennatur der Riechgrube bestellt ist. Das erste Moment, die »bedeutende Ähnlichkeit« der Riechmembran mit einer Kieme ist wohl das alleroberflächlichste im eigentlichen Sinne des Wortes. Denn wer die *Struktur* jener Membran beachtet, wird nicht auf den Gedanken kommen, etwas einer Kiemenschleimhaut Ähnliches zu finden. Aber es *war* doch eine solche, und dann die Falten, die ganz nach Art der Kiemenfalten entstehen!

Als ob die Faltenbildung etwas Specifisches wäre und an sich eine »Kieme« bedeute! Wir kennen doch zahllose Faltenbildungen von Membranen, die alle auf die gleiche Weise entstehen, ohne dass wir daraus auf eine respiratorische Funktion schließen, sei diese eine vergangene oder eine gegenwärtige oder zukünftige. In einer solchen Faltenbildung ist doch zunächst nichts Anderes, als eine Vergrößerung der Oberfläche zu sehen, die den verschiedensten Leistungen dienen kann. Im gegebenen Falle dient sie einer Ausbreitung des Sinnesepithels und dadurch ist die Einrichtung völlig verständlich. Also, in der Struktur liegt kein Anlass, die Riechschleimhaut als ehemalige Kieme aufzufassen, und die Genese speciell offenbart kein Moment, welches jener Auffassung günstig wäre. Im Gegentheil, die ektodermale Anlage spricht absolut dagegen; die Verschiedenheit der Riechgrube von einer Kieme könnte nicht größer sein. Hier eine Ausbuchtung des Entoderms, dort eine Einsenkung des Ektoderms, welches sogar noch vor der Einsenkung eine Verdickung zeigt.

Die beregte Hypothese stützt sich aber auch noch auf Ausbreitungen der Buccalcavität, welche gegen die Nasengruben zu gerichtet sind, und bei *Lachs*-Embryonen beobachtet wurden. Diese würden die eigentlichen Kiementaschen vorstellen. Es hätte sich also die innere Partie einer Kiemenspalte nicht mit der äußeren in Zusammenhang gesetzt, und aus der äußeren hätte sich ein Sinnesorgan ausgebildet. Da aber die Kiemen (sicher bei den Selachiern) nicht vom äußeren sondern vom inneren Theile einer Kiementasehe sich bilden, so wären auch in diesem angenommenen Falle die Falten der Riechschleimhaut nicht homolog mit Kiemenfalten. Prüfen wir nun jene Ausbuchtungen etwas näher. Da muss vor Allem auffallen, dass für so primitiv ausgegebene Einrichtungen nicht bei den



Selachiern vorkommen, sondern erst bei einem Teleostier. Ja, bei diesem sogar in einem recht späten Stadium. MARSHALL beschreibt sie von Embryonen, an welchen bereits das knorpelige Kopfskelet angelegt ist! Wie aus den bezüglichen Abbildungen zu ersehen, bestehen knorpelige Kiemenbogen und Kiefer, auch die Schädelbasis ist differenzirt und der Trabecularknorpel liegt gerade zwischen jenen Divertikeln und den Riechgruben. Ein so primitiver Zustand, wie er in jenem Befunde von MARSHALL angenommen wird, ein Zustand, der seine Bedeutung weit unter den Wirbelthieren besitzen, in die Vorfahren der letzteren zurückleiten soll, ein solcher Zustand kommt nicht so nachträglich zum Vorschein, das widerspräche allen bisherigen Erfahrungen. Frühe Stadien von Selachier-Embryonen lassen nichts von jenen Gebilden erkennen. Gewinnen wir daraus eine Verstärkung unserer gewichtigen Bedenken gegen jene Deutung der Zusammengehörigkeit der Divertikel mit den Riechgruben, so ist hierbei noch ein zweiter Umstand von Belang. Wo entstehen eigentlich jene Divertikel? MARSHALL sagt von der Buccalhöhle. Er bedauert zugleich nicht im Falle gewesen zu sein, festzustellen, ob an der Bildung jener Divertikel das Ektoderm oder das Entoderm theilhaftig sei. Diese bemerkenswerthe Lücke in der Beobachtung ist wohl daraus entstanden, dass eben der Durchbruch der Mundbucht nach der Kopfdarmhöhle bereits erfolgt, und in Folge dessen Ektoderm und Entoderm nicht mehr scharf abgegrenzt waren. Mir scheint es nun nicht so zweifelhaft zu sein, von welchem Keimblatte jene Divertikel gebildet werden. Wenn man erwägt, dass sie oberhalb des Randes der Oberlippe sich nach vorn zu erstrecken, und dass die Mundränder bestimmt vom Ektoderm überkleidet werden, ferner, dass die *ektodermale Hypophysis-Abschnürung hinter der Stelle erfolgt*, welche später zum oberen resp. vorderen Mundrande sich gestaltet, wie denn auch nach BALFOUR (No. 6, pag. 696) die Hypophysis von der Mundbucht (dem Stomodaeum) aus sich entwickelt, so wird man darin Grund genug für die Sicherung der Annahme finden, dass jene Divertikel keine entodermalen Bildungen, sondern gleichfalls aus dem Ektoderm entstandene sind. Alle auf jene hypothetische Kiemenpalte beziehbaren Gebilde gehen aus dem Ektoderm hervor. MARSHALL (Nr. 28, pag. 339) hat diese Schwierigkeit nicht verkannt, allein er hält seine anderen Argumente für wichtiger und stützt sich auch auf die Möglichkeit, dass ein Theil der Kiemen ektodermalen Ursprungs sein könne, da die Verschmelzung des Entoderms mit dem

Ektoderm früher als die Sprossung der Kiemen erfolge (BALFOUR Nr. 6, pag. 211). Wenn nun desshalb auch die Entstehung aller Kiemen aus dem Entoderm nicht *absolut* evident sein kann, so ist doch die größte Wahrscheinlichkeit dafür, denn wie BALFOUR angiebt, die gesammte Wand der Kiemenspalte (pag. 210), d. h. die ganze Tasche wird vom Hypoblast (Entoderm) gebildet. Jedenfalls ist ein ektodermaler Ursprung der Kiemen als *primitiver* Zustand unerweisbar<sup>1</sup>. Es wäre demnach der Beweis geführt, dass keine einzige Thatsache zur Begründung der Annahme besteht, dass in der Riechgrube eine wenn auch nur modificirte Kiemenspalte vorliege, oder dass Einrichtungen beständen, welche auf die frühere Existenz einer Kiementasehe hindeuteten<sup>2</sup>.

Was soll aber das Riechorgan sonst sein, wo soll es herkommen, wenn es keine Kieme gewesen ist? Ich denke der Nachweis, dass bei der Entstehung der Riechgrube keine Kieme im Spiele sein kann, sei wichtiger als jene Frage. Es ist auch gar nicht nöthig, dass es etwas Anderes gewesen ist. Wir haben es doch nur mit Thatsachen und deren Prüfung und Beurtheilung zu thun, und wenn bis jetzt kein wirbelloser Organismus bekannt geworden ist, der

<sup>1</sup> Die Selachier sind aber nicht so ganz ohne eine Spur eines ähnlichen Verhaltens, denn in der Naso-labialrinne soll eine gleichfalls auf die Verbindung der Nasengrube mit der Mundhöhle hinweisende Einrichtung erhalten sein. Letztere kann ich um so weniger in Abrede stellen, als ich wohl der Erste war, welcher auf die Wichtigkeit dieser Rinne für die *spätere* Beziehung der Nasengrube zur Mundhöhle hingewiesen hat. Aber gerade desshalb, weil sich von daher jene Verbindung erst ableitet, ist es undenkbar, dass da jene Verbindung schon einmal bestanden habe. Die Geschichte jener Rinne macht das klar. *Die Rinne fehlt in den niederen Abtheilungen der Selachier* und kommt erst den höheren Familien der Haie sowie allen Rochen zu. Sie ist eine erst innerhalb des Selachierstammes entstehende Einrichtung, die eben desshalb nicht auf eine ursprünglichere bezogen werden kann. Wem das nicht genügt, der mag noch daran denken, dass auch an dieser Rinne nur das Ektoderm theilhaftig ist, und dass auch hierin das unerfüllte Postulat einer *entodermalen* Ausbuchtung der Vorstellung einer mit den Kiementaschen vergleichbaren Bildung mit Entschiedenheit entgegentritt.

<sup>2</sup> Obwohl ich die Cyclostomen bis jetzt außer Betracht ließ, da sie sich in vielen Stücken so divergent von den Gnathostomen verhalten, so sei doch hier der Gaumendurchbohrung der Myxinoiden gedacht. Man könnte hier das realisirt finden, was man für die Selachier, resp. für die Gnathostomen spekulativ konstruirte. Da wir über das Zustandekommen jener Verbindung des Nasenrohres mit dem Gaumen gar keine Erfahrungen besitzen, müssen wir uns auch des vergleichenden Urtheils enthalten. Was wir bis jetzt von jener Einrichtung kennen, ist nicht geeignet, dieselbe auch nur im entferntesten an die Präexistenz einer Kieme geknüpft erscheinen zu lassen.

ein auf das Riechorgan der Vertebraten direkt beziehbares Organ besitzt, wenn also das Riechorgan ohne Verbindungen nach unten zu besteht, so folgt daraus noch lange nicht, dass es desshalb von einer Kieme abgeleitet werden dürfe oder gar müsse. Es folgt nicht einmal daraus der erste Fall der citirten Alternative MARSHALL's, dass es bei den Wirbelthieren de novo entstanden sei. Wer möchte denn behaupten wollen, dass der gegenwärtige Bestand uns bekannter Thierformen alle wirklich existirenden umfasst, oder dass es unter jenem Bestande auch Formen geben müsse, von denen die Wirbelthiere in gerader Linie sich herleiten!

Ein Grund aus dem Auftreten des Riechorgans als Grube auf eine Kieme zu schließen liegt um so weniger vor, als man ja längst solche Riechgruben kennt (Cephalopoden), ohne dass es Jemandem einfallen möchte, hier könnte eine Kieme bestanden haben.

So wenig wie jene Argumentation eine die Entscheidung der Frage fördernde Bedeutung besitzt, eben so wenig können aus der Beziehung des Riechens zum Athmen Gründe triftiger Art entnommen werden<sup>1</sup>. Wenn wir auch aus einem in der Nähe der Athmungsorgane befindlichen Sinneswerkzeuge auf die Natur des letzteren schließen können, und es als ein Kontrollorgan des zu respirirenden Mediums betrachten, wie das ja nicht erst in der Neuzeit geschehen ist, so folgt daraus noch nicht, dass ein Athemorgan, wie eine Kieme es ist, für die Umgestaltung in ein Sinnesorgan besonders geeignet sein müsse, und noch weniger, dass man eine Umwandlung ohne Weiteres statuiren könne. Wie überall, so hat auch hier die Erfahrung ihr Recht und diese lehrt, dass jene Annahme grundlos ist. Ich kann desshalb in der letzteren auch keine Hypothese erblicken, sondern nur eine Meinung, deren Schein bei der ersten Prüfung zerfällt.

Diese Meinung hat noch einen Vertreter in J. BLAUE (Nr. 8) gefunden, dessen Untersuchungen hier berücksichtigt werden müssen.

<sup>1</sup> MARSHALL scheint zwischen diesen beiden Functionen noch einen anderen Zusammenhang anzunehmen, den auch WIEDERSHEIM vertritt. Dieser sagt (pag. 274), »*Riechen*, so argumentirt M. M. weiter, ist also nur ein *modificirtes Athmen*, und so wird kein heftiger physiologischer Wechsel nöthig sein, um eine Kieme in ein Geruchsorgan zu verwandeln.« Das Riechen geschieht zunächst durch *Erregung der Riechnerven* oder vielmehr der Endapparate von Seite des umgebenden Mediums, das Athmen beruht auf einem Diffusionsvorgange zwischen den Gasen des Blutes und der atmosphärischen Luft. Wie man darin *einander ähnliche Vorgänge* sehen kann, ist mir unverständlich! Sollten aber die *Athembewegungen* der *Lungenathmer* gemeint sein, so können diese doch nicht für die Fische gelten!!!



Sie haben gelehrt, dass bei vielen Fischen und auch bei Amphibien das Riechepithel in einzelne Gruppen zerlegt ist, welche mit den becherförmigen Sinnesorganen des Integumentes der Fische und der Amphibien größte Übereinstimmung im Baue darbieten. Die Resultate dieser Untersuchung sollen der beregten »Hypothese« eine neue Unterstützung geben. *»Nun ist bekannt, dass die Kiemenbogen zahlreiche Endknospen tragen, diese Endknospen finden sich aber in den Geruchsgruben als Geruchsknospen wieder. Demnach ist eine neue, nicht unwesentliche Beziehung der Geruchsgruben zu den Kiemenspalten konstatiert worden. Die Thatsache, dass sich das viel höher complicierte Gehörorgan gleichfalls aus einer Kiemenspalte hervorbildet, dürfte dazu beitragen, die Bedenken gegen die dargelegte Hypothese erheblich abzuschwächen.«* So lesen wir auf pag. 274. Für BLAUE ist es also bereits eine Thatsache, dass das Gehörorgan eine Kiemenspalte war, es ist für ihn erwiesen, dass es aus einem solchen entstanden ist. Es genügt das hier zu konstatiren, da weiter unten darauf einzugehen sein wird.

Die Beziehung der Riechgruben zu den Endknospen wird von BLAUE auf die allgemeine Übereinstimmung des Baues beider gegründet, und dagegen ist nichts einzuwenden. Beides sind niedere Sinnesorgane, die demgemäß eine gewisse Gleichartigkeit des Baues besitzen. Um so mehr muss ich die Richtigkeit des Schlusses bestreiten, dass die Riechgrube aus einer Kiemenspalte hervorgegangen sei, weil ihre Schleimhaut bei manchen Teleostiern Endknospen aufweise. BLAUE betrachtet die *Riechmembran aus gehäuften Endknospen entstanden*, indem er sich auf »analoge Vorkommnisse« bezieht. *»Wo es sich darum handelt eine intensivere und spezifischere Leistung der Endknospen zu erreichen, häufen sich dieselben an begrenzten Körperstellen fast in dem Grade, wie in der Regio olfactoria von Belone, Exocoetus und Trigla. Ich erinnere nur an die als Tastorgane anzusehenden Barteln, Lippenränder und Flossenstrahlen, an denen sich die Endknospen oft in übergroßer Zahl und dicht neben einander stehend finden.«* Diese Thatsache soll also begründen, dass in der Riechgrube eine Kieme zu suchen sei! Man hätte eher erwarten müssen, dass BLAUE an den Kiemen solche Endknospenhäufungen nachweisen würde, wenn es auch seine Meinung eben so wenig begründet hätte. Bei der Bezugnahme auf jene Häufungen an verschiedenen anderen Lokalitäten, die Alles eher gewesen sein können als Kiemen, kommt man aber zu folgendem Schluss: Wenn es Körperstellen giebt, an denen Endknospen gehäuft vorkommen,



ohne dass diese Stellen Kiemen gewesen sein können, *so beweist die Häufung der Endknospen an einer anderen Stelle, wie in der Riechgrube gar nichts für die Kiemenbedeutung derselben.* Und wenn wir wissen, dass die Endknospen an den Kiemenbogen *nicht* gehäuft vorkommen, so entsteht daraus ein weiteres Minus von Beweiskraft der Endknospen.

Bisher bin ich der BLAUE'schen Anschauung gefolgt, welche das Riechorgan aus gehäuften Endknospen entstanden annimmt und habe nur gezeigt, dass die »Häufung von Riechknospen« nichts für Kiemen beweist. Ich muss aber auch die Richtigkeit jener Annahme bezüglich der Genese bestreiten und zwar wieder mit den Angaben, welche BLAUE selbst macht. Wenn das Riechorgan aus gehäuften Endknospen entstanden ist, so kann dieses ontogenetisch doch nur durch die Beobachtung von solchen Endknospen begründet werden. Eine solche Beobachtung hat aber BLAUE nicht gemacht, es ist also eine Hypothese, die er aufstellt, und diese Hypothese benutzt er zur Stütze einer zweiten, eben der Kiemenhypothese, von der wir schon gesehen haben, dass sie auch von anderen Seiten unhaltbar ist. Wo BLAUE ontogenetische Thatsachen beibringt, da sprechen sie nur gegen ihn, nie für ihn. Das ist bei Amphibien der Fall. BLAUE hat gezeigt, dass bei Salamandra der erste Zustand ein durchaus gleichartiges Verhalten des Riechepithels besitzt. Darauf folgt ein anderes Stadium, in welchem die Regio olfactoria in »mehr oder minder große Geruchsknospen« getheilt wird, welche aber »einen schnell vorübergehenden Zustand« vorstellen. Wenn BLAUE in jenen verschiedenen großen Abschnitten des Riechepithels, die er als Geruchsknospen bezeichnet, die »embryonale Erhaltung phylogenetisch alter Erbstücke durchgeführt« sieht, so hat er dabei das vorhergehende Stadium übersehen, *in welchem keine Geruchsknospen unterscheidbar waren.* Diesen Zustand wird man doch für phylogenetisch noch älter halten müssen. Damit hat BLAUE selbst nachgewiesen, dass die sogenannten Geruchsknospen hier keine primäre, sondern eine sekundäre Bildung sind. Das geht auch aus dem Verhalten der Riechschleimhaut in den verschiedenen Abtheilungen der Fische hervor, wie es BLAUE so gut beschrieben hat<sup>1</sup>. Dem zufolge ist BLAUE's

<sup>1</sup> Objektiv betrachtet ergibt sich aus den von BLAUE gefundenen Thatsachen Folgendes: Die Riechmembran der Fische zeigt, abgesehen von den größeren, sehr mannigfaltig sich darstellenden Faltenbildungen, zweierlei Befunde. In dem einen ist sie gleichmäßig, in dem anderen sind aus dem Riechepithel größere oder kleinere Abschnitte gebildet, welche schließlich mit den

ganze Argumentation zu Gunsten der *Genese der Riechgrube aus Endknospen* keine glückliche zu nennen.

Endknospen oder den becherförmigen Organen des Integumentes etc. übereinstimmen. Die Vertheilung dieser Verhältnisse im Bereiche der Fische trifft sich derart, dass den Selachiern einfachere Verhältnisse zukommen, in so fern das in dem Grunde zwischen den größeren Falten des Riechorgans befindliche Riechepithel, wie es auch die sekundären Falten überkleidet, keine Endknospen erkennen lässt. Unter den Physostomen wurden Geruchsknospen bei einer großen Anzahl untersuchter Gattungen vermisst. Bei Esociden sollen sie vorkommen. Die Riechschleimhaut wird hier durch in sie eindringende Bindegewebsfortsätze in einzelne Abschnitte getheilt. Auf jenen dazwischen befindlichen Vorsprüngen ist das Epithel von indifferenter Art. Die Bindegewebsvorsprünge sondern das Riechepithel in kleinere grubenförmige Strecken. Diese nimmt BLAUE für Geruchsknospen. Wir sehen sie als Sonderungen der *gesamten* Riechschleimhaut an, die von den sogenannten Endknospen sich dadurch unterscheiden, dass letztere ohne Betheiligung des Bindegewebes nur durch epitheliale Differenzirung sich darstellen. Endlich ist auch noch von Clupea (pag. 302) angegeben, dass da ein Übergangsstadium bestehen soll, welches die Mitte hält zwischen Geruchsknospen und dem einheitlichen Riechepithel. Unter den Anacanthini wurden Geruchsknospen bei Ophidium, Lota und Motella vermisst, bei Gadus und Fierasfer gefunden. Eben so bei Belone und Exocoetus. Vermisst wurden sie ferner bei Stromateus, Syngnathus und Zoarces, bei mehreren Acanthopteren, indess andere wie Trigla, Cottus, Gobijs sie besitzen. Aus dieser Verbreitung ist zu ersehen, dass die sogenannten Endknospen jenen Formen zukommen, welche als höhere d. h. differenzirtere zu gelten haben. Den niederen Formen fehlen sie, wie den Selachiern und den Physostomen. Das bei den Esociden bestehende Verhalten beruht auf einer beginnenden Sonderung der Regio olfactoria, die in einzelne Strecken zerlegt wird. Ähnlich, aber nicht unmittelbar von diesem Befunde ableitbar, ist dann die Sonderung bei denjenigen Fischen, welche sogenannte Endknospen besitzen. Diese drücken den differenzirten Zustand aus, welcher dem Organismus dadurch Vortheile bietet, dass er die percipirenden Apparate besser schützt.

Wenn aber die Theilungsprodukte der Regio olfactoria Ähnlichkeiten mit Endknospen besitzen, oder mit solchen sogar übereinstimmen, so ist das das Ende des Vorganges und nicht sein Ausgangspunkt. Das Verhalten von Belone ist kein primärer Zustand, wie BLAUE angiebt, sondern ein sekundärer. In dieser Auffassung wird auch dadurch nichts geändert, dass man, wie BLAUE thut, die gesamte Riechgrube als eine Endknospe betrachtet. Abgesehen davon, dass dann die ganze Begründung der Genese der Riechgrube aus *gehäuften* Endknospen hinfällig wird, so ist das auch desshalb verfehlt, weil die generelle Übereinstimmung, die dieser Vorstellung zu Grunde liegt, eben sich nur auf Sinnesorgane als solche bezieht: und weil die sonstigen Unterschiede nicht dabei berücksichtigt sind. Eine solche Verschiedenheit ist das zeitliche Auftreten. Das Riechorgan erscheint *bedeutend* früher als die Endknospen im Integumente und es ist nirgends nachgewiesen, dass an seiner Stelle eine einfache Endknospe bestand, die sich vergrößert habe. Eine solche Annahme gehört zu den Hypothesen, die nicht begründet sind, und die, wie sie desshalb selbst unberechtigt sind, noch weniger dazu dienen können, andere Hypothesen zu stützen.

Da also das Riechorgan nicht als aus Häufung von Endknospen phylogenetisch entstanden nachgewiesen wurde, eben so wenig als ein ontogenetischer Beweis dafür erbracht wurde, so fällt damit auch die von BLAUE auf die Häufung von Endknospen gestützte Beziehung zu Kiemen. Ist aber das Riechorgan, wie BLAUE auch einmal (pag. 273), im Widerspruch mit seiner anderen Annahme (pag. 270), angiebt, nicht aus einer *Häufung* von Riechknospen, sondern aus einer einzigen hervorgegangen, so ist auch das nichts weniger als ein Grund für die Kiemenbeziehung, denn es wäre doch geradezu ungeheuerlich überall da die Existenz von Kiemen annehmen zu wollen, wo im Integumente Endknospen sich vorfinden! WIEDERSHEIM (Nr. 57, pag. 374) hat, indem er sich auf die BLAUE'schen Spekulationen bezieht, es für zweifellos erklärt, dass »das Geruchsorgan keine für«  
 »sich bestehende isolirte Bildung vorstelle, sondern, dass es phyloge-«  
 »netisch unter einen und denselben Gesichtspunkt, wie die Hautsinnes-«  
 »organe der *Anammia* fällt«. Daran kann wohl kein Zweifel sein, dass es sich, wie alle Sinnesorgane, aus einem indifferenten Zustand herausbildete. Diese Annahme ist aber keineswegs neu, neu wäre nur, wenn jene Gleichartigkeit des Gesichtspunktes auf die angeblich primitive Übereinstimmung des Baues des Riechorganes mit den Endknospen sich beziehen soll. Das haben wir aber als unbegründet und desshalb unzulässig nachgewiesen. Die Endknospen sind ja morphologisch keine *indifferenten* Sinnesorgane.

Jenem Ideengange, welcher Beziehungen der Kiemen zu Sinnesorganen annimmt oder sie zu konstruiren versucht, liegt die Vorstellung zu Grunde, dass die Kiemen besondere Sinnesorgane besäßen, oder doch besessen hätten. Organe, die bei manchen Teleostiern da vorkommen, werden für primitive Einrichtungen angesehen. Dass sie diese nicht sind, erklärt sich aus ihrem Fehlen gerade bei den niederen Abtheilungen der Fische. Die Folgerung: Kiemen besitzen Sinnesorgane, also müssen Sinnesorgane auch Kiemen besitzen oder doch besessen haben, ist einfach ein Trugschluss, wie nicht näher erörtert zu werden braucht. Einen solchen Trugschluss wendet auch BLAUE an, um aus der Nasengrube eine ehemalige Kieme zu konstruiren. Wir begegnen demselben auch bei BEARD, wenn auch in etwas anderer Form. Dieser Autor nimmt ektodermale Verdickungen, die er zugleich mit der Entstehung der Ganglien der Kopfnerven im Zusammenhang nachwies, für *Anlagen* oder *Rudimente* von Sinnesorganen, die zu Kiemen gehörten. Wir werden darauf bei den Nerven zurückkommen. Wenn es Anlagen oder Rudimente sein sollen,



so sind es keine ausgebildeten Organe. In der That besitzen sie gar nichts, was an irgend ein differenzirtes Sinnesorgan erinnerte. Warum sollten es nun Anlagen von Sinnesorganen sein? Es entsteht aus ihnen kein Sinnesorgan, und BEARD behauptet das auch gar nicht. Also müssten doch irgend wo solche Sinnesorgane vorkommen. Bei den Wirbelthieren ist nichts davon bekannt, dass an jenen Stellen Sinnesorgane sich ausbildeten. Was man bei Wirbellosen von Verbindungen von Sinnesorganen mit Kiemen kennt, ist absolut nicht hierher beziehbar, da jene Kiemen *ektodermale* Gebilde sind, und die Kiemen der Wirbelthiere sich nicht davon ableiten lassen. Da nun ein Theil jener verdickten Stellen über den Kiemenspalten sich findet, indem die bezüglichen Nerven jenen Metameren angehören, in welchen die Kiemenspalten sich finden, folgert er daraus eine principielle Zusammengehörigkeit jener problematischen Verdickungen zu den Kiemen. Da jede Kieme ein Sinnesorgan über sich hat, so muss auch zu jedem Sinnesorgan eine Kieme gehören. Wo nun in der Wirklichkeit keine Kiemen vorhanden sind, aber jene problematischen Sinnesorgane, wird einfach eine Kieme als einmal da vorhanden angenommen, ohne dass eine fernere Begründung für nöthig gehalten würde. Das ist die zweite unbegründete Hypothese, die auf der ersten, dass jene Epithelverdickungen Sinnesorgane seien, oder gewesen wären, aufgebaut worden ist.

Derselbe Trugschluss findet sich auch bei den anderen sogenannten präoralen Kiemenspalten in Verwendung. Faltenbildungen oder Erhebungen sehr ungleichwerthiger Natur, die an Embryonen in der präoralen Kopfreion bemerkbar werden, werden von W. K. PARKER (Nr. 35, pag. 630) als in serialer Homologie mit den Visceralbogen befindlich angesehen und die inzwischen bestehenden Vertiefungen oder Furchen als Visceral- oder Kiemenspalten (*visceral clefts*) gedeutet. So sagt er (l. c.) »it would seem to any unprejudiced observer that the fold above the mouth, in which the eyeball rests, is the serial homologue of the folds behind the mouth. That is to say, the palatine fold (»superior maxillary rudiment« »maxillo palatine fold«) appears to be the morphological equivalent of the folds next following, in which are developed the mandible, hyoid arch and branchial arches.« Dass im Oberkiefer ein besonderer Visceralbogen bestehe, nimmt auch MARSHALL (Nr. 28, pag. 336) an, indem er sagt: »my investigations appear to leave no room for doubt, that the maxillary arch, the rudiment of the upper jaw, is as fully entitled to rank as a distinct visceral arch as the mandibular, hyoid, or branchial«



»arches«. Diese Untersuchungen, auf die MARSHALL verweist, lehren aber nichts, als dass bei Selachier-Embryonen an der oberen Mundbegrenzung ein Vorsprung bemerkbar ist, der auf Durchschnitten, wie sie der Verfasser in seinen Figuren 3—5 darstellt, einiger Ähnlichkeit im Umriss mit den Umrissen von Schnitten der Kiemenbogen nicht entbehrt. PARKER genügt das Bestehen eines oberflächlichen Vorsprungs oder einer Falte, um daraus einen Kiemenbogen zu machen. Der Vorsprung bedingt natürlich eine Einsenkung neben sich, gegen das Auge hin, das ist eine Kiemenspalte, die *Thränen-spalte*, »Lacrymal cleft«! Dass es eine »wirkliche« Spalte sei, wird freilich nicht behauptet, aber es soll eine gewesen sein, und da ist ihr wenigstens der Titel geblieben. Was oben von der nasalen Kiemenspalte gesagt wurde, gilt auch für diese Lacrymalspalte. Es besteht keine einzige Thatsache, welche darauf hinwies, dass da eine Kiemenspalte bestanden habe, und es ist nur die ganz oberflächliche Ähnlichkeit als Argument dienstbar gemacht. Aber selbst diese oberflächliche Ähnlichkeit wird hinfällig, sobald man nur die *Region* in Erwägung zieht. Es ist jene, in welche sich kein Entoderm mehr erstreckt, so dass dadurch die vornehmste Bedingung für die Bildung von Wirbelthierkiemen mangelt. Man müsste also den Begriff einer Kiemenspalte und eines Kiemenbogens, wie ihn die ontogenetische Erfahrung errichtete, gänzlich aufgeben, wenn jene Gebilde auf Kiemen bezogen werden sollen, es wären Spalten, die niemals als wirkliche Spalten nachgewiesen werden können, Kiemen-spalten, die niemals Kiemen besaßen.

Diesen prätoralen Spalten noch eine fernere zuzufügen, ist von MARSHALL nicht für unmöglich gehalten worden. Er sagt (Nr. 28, pag. 337): »Though in the above enumeration of the segmental« »cranial nerves I have left out the optic nerve, for reasons stated« »elsewhere it is quite possible that this nerve may ultimately prove to« »be of segmental value, in which case it would indicate the existence« »of a cleft between the olfactory and lacrymal cleft<sup>1</sup>. However I have« »as yet completely failed to find any evidence of its segmental nature,« »and must, for the present, regard it as of a totally different nature to« »any of the other nerves.« MARSHALL glaubt also, von der Möglichkeit der Deutung des Opticus als eines segmentalen Nerven, eine Kiemenspalte ableiten zu können, oder mit anderen Worten: Wenn der Opticus sich als segmentaler Nerv erweist, so muss auch für ihn eine Kiemen-

<sup>1</sup> Das in Cursivschrift Gegebene ist von mir hervorgehoben.

spalte angenommen werden. Da ich erst weiter unten die Nerven behandeln werde, habe ich es hier nur mit der Argumentation zu thun. Es wird die Spalte postulirt aus der Art des Nerven. Das muss ich als absolut irrig bezeichnen, denn die Rückenmarksnerven sind sämtlich segmental, ohne dass man ihnen zugehörige Kiemenspalten annehmen dürfte. Es muss also, selbst wenn man den Nerven Werth zuteilt, noch eine andere Instanz zur Geltung kommen. Die wird auch MARSHALL anrufen, indem er sich auf den Kopf bezieht, es handle sich hier um Kopfnerven. Ich kann das vollständig acceptiren, in so fern ja damit als neue Instanz noch die Region mit in Betracht gezogen ist. Nur muss ich die Region noch entschiedener fassen, denn am Kopfe giebt es wieder zwei Regionen, eine dorsale und eine ventrale. An der ersteren hat auch die Augenanlage stattgefunden. Wenn man nun den Begriff der Kiemenspalten und Kiemen nicht aus der Luft greifen, sondern ableiten will, so kann das nur durch den Ausgang von *zweifellosten* Kiemenspalten und Taschen geschehen, wie es nur die postoralen sind. Nachdem aber diese Kiementaschen dem *ventralen* Gebiete angehören und nachdem präoral gar keine ventralen Mesodermbildungen vorkommen, da ferner auch das Entoderm sich nicht dorthin erstreckt, *so fehlen damit gänzlich die ersten Bedingungen zur Entstehung von Kiemenspalten und Kiemenbogen*. Es hängt also die Entscheidung der Frage nicht sowohl am Nerven, als an anderen Theilen, der Nerv mag metamer sein (er ist es nicht, wie am passenden Orte dargethan wird), aber daraus folgt nicht, dass dazu eine Kiemenspalte gehöre.

Auch dem Munde der Vertebraten ist die Entstehung aus Kiemenspalten zugeschrieben worden, und zwar soll er, wie DOHRN (Nr. 11) angiebt, durch die Vereinigung zweier seitlichen Kiemenspalten entstehen. Embryonen verschiedener Knochenfische (Gobius-Arten, Hippocampus, Labrus, Lophius, Belone, also vorwiegend Acanthopteri) dienten zur Untersuchung. Nehmen wir an, bei manchen Teleostiern trüfe sich das, wie es von DOHRN beschrieben wird, und es läge auch darin keine Schwierigkeit, dass an den fraglichen Spalten niemals Kiemen beobachtet worden sind, dass ferner auch die Frage, wo denn dann der Mund der Wirbelthiere gewesen sei, sich auf einfache Art erledigen ließe: so bleibt doch noch *ein* Punkt übrig, der von größerer Wichtigkeit ist. Das betrifft den *Werth* jener Beobachtung denen gegenüber, welche an anderen niederen Wirbelthieren festgestellt sind. Das ist einmal bei Petromyzon unter den Cyclostomen

durch SCOTT bekannt, dann ist es bei Selachiern<sup>1</sup>, von Ganoiden bei Acipenser durch SALENSKY (Nr. 42), endlich schon längst bei Salm durch VOGT beobachtet. Das Bestehen einer einheitlichen ektodermalen Einsenkung, welche die Mundbucht vorstellt und bei den höheren Vertebraten allgemein wiederkehrt, erscheint damit als eine verbreitete, jedenfalls *als die Regel* zu betrachtende Erscheinung, der gegenüber das, was DOHRN von einigen Teleostiern angiebt, *die Ausnahme* bildet. Anstatt dem Grunde nachzugehen, welcher bei jenen Teleostiern die Ausnahme veranlasst haben könnte, wird die Ausnahme als Regel proklamiert!

Wenn wir darthun konnten, dass in der vorderen Kopfregion keine Kiemenspalten nachzuweisen sind, weder präorale noch buccale, *dass ferner eine solche Annahme jeglichen empirischen Grundes entbehrt*, so verhält es sich anders bei der ventralen Region des Kopfes. Hier ist es das Entoderm, welches für die Deutung von gewissen Gebilden als Kiemenspalten oder vielmehr als Rudimente von Anlagen solcher ein nicht zu unterschätzendes Kriterium abgeben kann. Dasselbe Gewicht, welches als negative Instanz bei der Beurtheilung der angeblichen präoralen Kiemenspalten dem Entoderm zukommt, muss ihm bei postoralen Gebilden in positiver Weise zufallen. In einer sorgfältigen Arbeit hat VAN BEMMELEN (Nr. 53) an Selachier-Embryonen mancherlei Gebilde auf rudimentäre Kiemenspalten bezogen. Das betrifft erstlich eine entodermale Ausbuchtung hinter der letzten Kiemenspalte. VAN BEMMELEN folgert, dass bei dem Vorkommen einer größeren Anzahl von Kiemenspalten bei den Notidaniden, und bei der bedeutenden Vermehrung der Kiemen von Amphioxus, den Selachiern — außer den, inclusive des Spritzloches, vorhandenen sechs Kiementaschen — eine größere Kiemenzahl zugekommen sein werde, die bei der Mehrzahl der Selachier durch Verschwinden hinterer Kiemen auf jene sechs sich reducirten. Es sei daher nicht unwahrscheinlich, dass bei den Selachiern noch Andeutungen einer sechsten resp. siebenten Kiemenspalte vorkommen, und als eine solche nimmt er jene Ausbuchtung an. Er stützt diese

<sup>1</sup> Wenn die Mundbucht sich auch seitlich erstreckt, so liefert sie damit noch nicht »das Bild eines Kiemenspaltenpaares«, wie VAN BEMMELEN (Nr. 53) vom Horizontalschnitt eines Raja-Embryo angiebt, denn sie ist auch in diesem Embryo *einheitlich*, wie die übrigen Schnitte ihn lehren mussten. Das ist doch keine unwesentliche Verschiedenheit von den paarigen Kiemenspalten. Es ist eine eigenthümliche Art der Forschung, aus der Ähnlichkeit eines Schnittbildes mit irgend einem Objekt, Beziehungen zu diesem ableiten zu wollen, selbst wenn man aus der *Summe der Schnitte* die Überzeugung des Gegentheils gewonnen hat.



Deutung auf das bekannte Bestehen eines knorpeligen letzten Kiemenbogens, der *hinter* jenes Rudiment einer Kiementasche zu liegen komme, und auf die Beobachtung eines gleichfalls hinter jene Tasche treffenden »Muskelschlauches« d. h. der Anlage der jenem Bogen zukommenden Muskulatur, welche Anlage sich mit jener der übrigen Kiemenbogen in Übereinstimmung darstelle. Dass die rein ventrale Lage der Entoderm-Ausbuchtung nicht ganz der Lokalität des Auftretens der zur Ausbildung gelangenden Kiementaschen entspricht, bietet vielleicht eine Schwierigkeit in der Deutung des Gebildes als Kieme. Dagegen dürfte die Umbildung dieser Anlage in ein drüsenartiges Organ »Suprapericardialkörper« nennt es unser Autor, nicht gegen die Auffassung VAN BEMMELEN's sprechen, wenn auch aus diesen Gebilden nicht gerade eine Bestätigung zu schöpfen ist.

Einige andere Eigenthümlichkeiten fand VAN BEMMELEN im Bereiche des Spritzloches. Einer großen Anzahl untersuchter Formen kommt (mit Ausnahme von *Acanthias* und *Heptanchus*) ein follikulärer Anhang an der inneren Wand zu. »Er hat die Form eines« »ovalen Bläschens, dessen Wand von hohen Epithelzellen ausgekleidet« »und das durch einen kurzen Stiel mit engem oder ohne Lumen« »mit der Spritzlochwand verbunden ist. Das Bläschen liegt ober-« »halb der Stelle, wo das Spritzloch in den Kiemendarm übergeht« — »bei *Torpedo* und *Raja* liegt es an der hinteren (caudalen) Wand des« »Spritzloches,« bei *Scyllium* und *Galeus* »dagegen an der vorderen,« »dem Kopfe zugewendeten Seite und stößt an die hintere Wand der« »Orbitalhöhle an. *Pristiurus* und *Mustelus* nehmen in Bezug auf das« »Bläschen eine vermittelnde Stellung ein. Immer aber zeigt sich« »das Bläschen an der inneren Seite der Spritzlochkieme und dacht« »unter und hinter dem Spritzlochknorpel.« »Das Bläschen tritt ziem-« »lich spät auf,« wenn schon Knorpel sich zu differenzieren beginnt, und die Anlagen der Kiemenfäden sich zeigen. Dieses Gebilde entsteht »als eine kleine ausgebuchtete Stelle an derselben Wand« »des Spritzloches« und mündet später »mit kurzem, engem Halse in« »das Spritzloch ein.« Es scheint VAN BEMMELEN unzweifelhaft, »dass« »das Bläschen ein rudimentäres Organ sei«. Seine Entstehung habe einige Ähnlichkeit »mit den ersten Entwicklungsstadien der Thymus-« »Wucherungen an den übrigen Kiemenspalten«. Da aber bei diesen die Höhle schwinde und eine Wucherung der Epithelzellen auftrete, was bei dem Bläschen nicht der Fall sei, hält VAN BEMMELEN es für unwahrscheinlich, dass hier eine Thymuswucherung vorliege. Dagegen findet er einige Ähnlichkeit mit den ersten Stadien des

»Suprapericardialkörpers«. Aber ungeachtet der Differenz in dem ferneren Entwicklungsgange des letzteren und der wohl erkannten Verschiedenheit der Lage spricht VAN BEMMELEN die Möglichkeit einer Homologie zwischen dem Spritzlochfollikel und dem Suprapericardialkörper aus, indem er auch den ersteren von einer rudimentären Kiemenspalte ableitet.

Man muss hier fragen, ob es nicht viel näher liege, jenen Follikel auf Thymusgebilde zu beziehen, die ja VAN BEMMELEN in Erwägung bringt. Was ihn abhält von dieser Deutung, ist der fernere Verlauf der Sonderung an den Anlagen der Thymus. Aber auch an den Suprapericardialkörpern ist die spätere Sonderung eine andere, wie VAN BEMMELEN zugiebt. Darin verhalten sich also die beiden Vergleichsobjekte, *pari passu*, verschieden vom dritten Objekt, dem Spritzlochfollikel. Da dieses Organ doch einmal als etwas Rudimentäres angesehen wird, warum soll darin nicht eine im ersten Zustande fortbestehende und in diesem weiter ausgebildete Thymusanlage gesehen werden, zumal solche ja der in ein Spritzloch umgestalteten Kiemenspalte *ausnahmsweise* nicht zukommen? Was VAN BEMMELEN von dieser Richtung ableitet, das ist die von VAN WIJHE (Nr. 59) ausgesprochene Hypothese: »dass in der Gegend des Spritzloches früher eine Kiemenspalte bestanden haben muss«. Auf diese Hypothese soll also eine zweite Hypothese begründet werden. Bisher hat man Hypothesen auf Erfahrungen zu gründen gesucht. Die Erfahrung hat aber bis jetzt noch keine Kiemenanlage im Zungenbeinbogen nachzuweisen vermocht, und da müsste ja diese VAN WIJHEsche Kieme liegen. Wenden wir uns nun zu den Thatsachen, so hat VAN BEMMELEN nichts Anderes nachgewiesen, als eine follikelartige Ausstülpung einer Kiementasche, welche Ausstülpung *sehr spät* sich bildet. Da wir nun wissen, dass die Kiementaschen sehr frühzeitig angelegt werden, jede Kiementasche selbständig sich anlegt, und dass die vorderen früher als die hinteren zum Vorschein kommen, so kann ein so spät auftretendes Gebilde, welches aus der ersten Kiementasche hervorgeht, kein Recht beanspruchen, als Kiementasche, und sei sie noch so rudimentär, angesehen zu werden. VAN BEMMELEN legte bei der Erörterung über die entodermale Anlage einer siebenten Kiementasche mit Recht ein großes Gewicht auf die Zeit ihres Auftretens und auf den Ort, hinter der sechsten Tasche. Bei dem Spritzlochfollikel hat er jene Kriterien, die ihm vorher dienen mussten, ganz außer Acht gelassen. Was der Spritzlochfollikel nun sei, lasse ich dahingestellt. Indem ich vorhin die Be-

ziehung zur Thymus hervorhob, wollte ich nur zeigen, dass diese viel näher liege, als die Vergleichung mit einer Kieme.

Eine dritte Art von Gebilden, die wir betrachten müssen, »sind follikuläre Ausstülpungen des Epithels in den Munddecken«, welche VAN BEMMELEN bei allen untersuchten Arten aber nicht bei allen Exemplaren fand. Auch bestand an demselben Individuum beiderseits zuweilen ein Unterschied. »Wo die Mundhöhle sich gegen die« »Gelenkstelle von Palato-quadratum und Unterkiefer etwas aus-« »buchtet« »bildet das Epithel in einem ziemlich späten Stadium der« »Entwicklung (wenn schon der Knorpel sehr deutlich differenzirt ist)« »einen kleinen follikulären Anhang«, der sich nach vorn und hinten ausbreitet und seinen Stiel so verengt, dass dessen Lumen verschwindet. Auch im Follikel geht unter Zellwucherung das Lumen verloren, und später bildet der Follikel sich wohl gänzlich zurück. Die Lage dieser Gebilde soll den wahren Kiemenspalten ähnlich sein, desshalb wird angenommen, dass sie rudimentäre Kiemenspalten vorstellten, die einer Spalte entsprächen, welche »zwischen« »dem zweiten Lippenknorpelchen und dem Kieferbogen bestanden« »hat. Bei dieser Auffassung wäre der Follikel eine Stütze für die« »Hypothese, dass die Lippenknorpelchen rudimentäre Kiemenbogen« »seien.«

Auch bei diesem Deutungsversuche ist die Zeit des Erscheinens der epithelialen Einwucherung nicht mit in Betracht gezogen. Dass so spät nochmals eine Kiementasche sich anlege, ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, die rudimentären Organe pflegen in derselben Entwicklungsperiode aufzutreten, in der die Anlagen der noch nicht rudimentären Organe erscheinen; das ist aber nicht der wichtigste Gegengrund. Denn wir kennen manche Ausnahmefälle, in denen die Anlage eines Organrudimentes verzögert wird. Im Eingange seiner Abhandlung bestreitet VAN BEMMELEN die Annahme WYMAN's vom Vorkommen einer sechsten (resp. siebenten) äußeren Kiemenpalte bei Rochen, weil diese Bildung nur eine ektodermale Falte sei. Ich hatte vor Jahren diese Angabe für richtig gehalten. Eine bessere Erkenntnis sagt mir jetzt, dass jenes Kriterium ungenügend sei, nachdem wir von der Betheiligung des Entoderm an der Anlage der Kiementasche genauere Kenntnis besitzen. Die Frage von der *Theilnahme des Entoderm* an der Genese des Mundfollikels ist aber von VAN BEMMELEN gar nicht berührt worden. Wohl desshalb, weil in jenem weit vorgeschrittenen Stadium, in welchem der Follikel entsteht, die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm im Bereiche der



Mundhöhle nicht mehr bestimmbar ist. Eben dieser Umstand hätte abhalten müssen, den Follikel als Kiemenrudiment zu deuten, denn das heißt doch nichts Anderes als ihm eine entodermale Entstehung zuschreiben, die nicht nachweisbar ist. Die Erwägung der Ausdehnung der Mundbucht macht sogar viel wahrscheinlicher, dass der Ort der Follikelbildung noch im ektodermalen Gebiete liegt.

Von den »vermuthlichen Kiemenspalten« VAN BEMMELEN's dürfte daher nur eine, die hinter der letzten ausgebildeten Kieme sich anlegt, anzuerkennen sein. Ob mit dieser Bildung eine durch BEARD (Nr. 7) bei *Torpedo* beschriebene übereinkommt, möchte ich desshalb bezweifeln, weil dieser nach Ausweis der bezüglichlichen Abbildung (l. c. Fig. 47) eine rein laterale Lage zukommt. VAN BEMMELEN's Nachweis muss ich aber nicht bloß wegen des Umfanges der Untersuchung sondern auch betreffs der größeren Genauigkeit den Vorzug geben. Desshalb halte ich es für unsicher, ob die von BEARD dargestellte Ausbuchtung überhaupt hierher gehört.

Die Reihe von Organen, welche »Kiemen« gewesen sein sollen, ist damit noch keineswegs abgeschlossen. Es muss dabei die große Mannigfaltigkeit überraschen, die sich bei diesen angeblich aus Kiemenspalten entstandenen Organen kund giebt. Die Schilddrüse, die Hypophyse, das Gehörorgan und die Linse des Auges, Alles das soll nach DOHRN aus Kiemenspalten entstehen. Auch der After soll hierher gehören. »Offenbar haben wir es bei der *Glandula thyreoidea* mit dem letzten Reste der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibularbogen zu Grunde gegangenen letzten Kiemenspalte zu thun« (Nr. 13, pag. 46). »Dieselben Ereignisse, welche aus zwei ventral verschmolzenen Kiemenspalten den jetzigen Wirbelthiermund werden ließen, welche die Hypophysis als unpaaren, vor dem Munde gelegenen Kiemensack schufen, sie sind es auch gewesen, welche die unpaare nach dem Bauche zusammengedrückte Anlage der *Thyreoidea* hervorbrachten.« Von diesen Ereignissen wissen wir nun gar nichts, wenn wir unter Ereignissen in Wirklichkeit stattgehabte, durch Zeugnisse bestätigte Vorgänge und nicht bloße Phantasieprodukte verstehen. Was die einzelnen für jene Meinung angeführten Gründe angeht, so haben sie durch JULIN und ED. VAN BENEDEN (*Archives de Biologie* T. VI. pag. 437 ff.) sehr ausführliche Widerlegung gefunden.

Die übrigen angeblichen »Kiemenspalten« gehören in die gleiche Kategorie. Von einer Begründung der Hypothese durch Thatsachen ist keine Rede, denn das, was zu einer Begründung angeführt wird, sind wieder nur Hypothesen. Der Autor sagt selbst (Nr. 12, pag. 47)

»Ich habe mich schon lange gewöhnt, die Gehörblase für eine umgewandelte Kiementastülpung zu halten.« »Direkte Beweisgründe sind dafür eben so wenig beizubringen wie für die Hypothese, dass die Linsen und die Nasengrube ektodermale Kiementastülpungen seien.« Man wird dem zufügen müssen, dass auch indirekte Beweise nicht gegeben worden sind, und wird danach das ganze von Dourin errichtete Kiemengebäude beurtheilen.

Durch all die besprochenen Publikationen hat unsere Kenntnis von der durch die Kiemenspalten ausgesprochenen Metamerie des Kopfes keinen nennenswerthen Vortheil gewonnen. Eine Menge von Organen ward auf Kiemenspalten bezogen, ohne dass sie als solche erwiesen werden konnten. Nur ein Rudiment erfüllt durch seine Lage hinter der letzten Kiementasche einigermaßen die Bedingungen, welche man an ein in jener Richtung zu deutendes Organ stellen muss. Von diesem, übrigens noch nicht ganz sicheren Gebilde abgesehen, hat die Ontogenie bezüglich der Kiemenspalten, den alten, auch aus dem ausgebildeten Zustande bekannten Thatsachen nichts Neues hinzugebracht. Es kommen bei den Selachiern nur die Kiemenspalten zur Anlage, welche in den definitiven Kiemenapparat inclusive Spiraculum übergehen.

Es ist eine in dem Gebiete der uns hier beschäftigenden Forschungen beachtenswerthe Erscheinung, dass allerwärts nach Kiementaschen gesucht wird und die heterogensten Bildungen mit mehr oder weniger Aufwand von Mühe für solche ausgegeben wurden, während doch selbst von einer siebenten oder einer achten Kiementasche, die bei den Notidaniden noch besteht, so gut wie nichts mehr sich wiederholt. Die Erwägung, dass beide Kiementaschen bei den übrigen Selachiern verschwunden sind, dass jedenfalls von der letzten keine Spur mehr, selbst in der Ontogenese angedeutet wird, hätte bei dem Suchen nach Kiementaschen, die einem unendlich viel weiter zurückliegenden Zustande angehört haben sollten, zu einiger Vorsicht mahnen müssen. Man suchte in der Ontogenese nach Zeugnissen für die »Urgeschichte« der Kiemen, während selbst die geschichtlichen Dokumente für jene Organe außerordentlich dürftig sind.

### 3. Verhalten der dorsalen und ventralen Metamerenbildungen zu einander.

Von der Frage von der Metamerie des Kopfes sind bisher von mir nur die mesodermalen Urwirbel sowie die Kiementaschen und

implicite die jene trennenden Kiemenbogen behandelt worden, dorsale und ventrale Theile des embryonalen Kopfes. Nur gelegentlich ward der Zugehörigkeit der ersteren zu den letzteren, oder umgekehrt, Erwähnung gethan. Es dürfte sich nun um eine Prüfung jener Zusammengehörigkeit handeln.

Diese Frage hat eine umfassende Diskussion durch AHLBORN erfahren (Nr. 2), zu der wir uns jetzt wenden wollen. Dieser Autor lehrt uns seine Absicht in Folgendem kennen: »Von der größten« »Wichtigkeit für die morphologische Beurtheilung des Wirbelthier-« »kopfes sind die Beobachtungen, welche neuerdings Dr. J. W. VAN« »WIJHE in seiner Arbeit über die Mesodermsegmente und die Entwick-« »lung der Nerven des Selachierkopfes niedergelegt hat. Der Autor be-« »zeichnet seine Arbeit selbst als eine Erweiterung der Untersuchungen« »BALFOUR'S und MARSHALL'S. In Wirklichkeit ist sie aber viel mehr« »als eine bloße Erweiterung, denn die darin enthaltenen thatsäch-« »lichen Beobachtungen sind dazu angethan, der GEGENBAUR'schen« »Theorie dauernd den Boden unter den Füßen zu entziehen. Wenn« »die schließlichen Resultate der Arbeit dem nicht entsprechen, so liegt« »das offenbar daran, dass VAN WIJHE noch ganz wie BALFOUR und« »MARSHALL unter dem Einflusse jener Theorie steht, und es dort, wo« »die Beobachtung dagegen spricht, vermeidet, diesen Widerspruch« »bestimmt zum Ausdruck zu bringen, während er die scheinbaren« »Übereinstimmungen besonders hervorzuheben für gut befindet.«

Sehen wir nun zu wie AHLBORN zu seinem Zwecke zu gelangen sucht. Er hebt zunächst hervor, dass die »Branchiomerie« von der »Mesomerie« (mesodermalen Metamerie) im ganzen Kopfe unabhängig sei, dass diese Mesomerie am Kopfe mit der primären Metamerie der Mesoblastsomite des Rumpfes übereinstimme. Dass die »Branchiomerie« unabhängig sei von der dorsalen Metamerie, in so fern sie an entodermale Processe geknüpft ist, welche die Kiementaschen hervorgehen lassen und dadurch die Kopfregion von der Rumpfreion recht bedeutend unterscheiden, *das ist nie von mir bestritten worden, und hat auch mit der Frage, wie ich sie stellte, keinen so unmittelbaren Zusammenhang.* Nach meiner Deutung des Kopfes der Wirbelthiere ist derselbe aus einem metameren Zustande hervorgegangen, und diese Metamerie ist dorsal verschwunden, ventral aber an dem Kiemenapparate erhalten geblieben. Dies ist das Wesentliche meiner früheren Aufstellung, wie ich sie gegenwärtig noch vertreten kann. Dass die dorsale Metamerie des Kopfes vom Mesoderm, die ventrale dagegen vom Entoderm be-



herrscht wird, steht mit jener Auffassung in keinem Widerspruche. Die Frage ist: ob die ventrale Metamerie der dorsalen kongruent sei, nicht, ob sie von der dorsalen aus entstanden sei. AHLBORN argumentirt: weil die Kiementaschen als Faltenbildungen des Darmes thatsächlich nicht nothwendig an die Segmentgrenzen gebunden sind, ist diese von der Segmentirung des Mesoderms völlig unabhängig und desshalb sollen auch die Produkte dieser Processe keine Beziehung zu einander haben. Es ist also die einseitige Beziehung auf die Keimblätter, auf welche der Schwerpunkt gelegt ist. Das ist der erste Irrthum, in den AHLBORN verfällt, denn an der Herstellung der Metameren des Körpers, die aus *verschiedenen Organen* zusammengesetzt werden, können auch verschiedene Keimblätter theilhaftig sein. Aus dem Verhalten der Metamerie des Kopfes kann man wohl folgern, dass sie, modificirt durch den Einfluss des Entoderm, anders, d. h. unter Theilnahme anderer Gebilde entstehe, als am Rumpfe, aber man kann daraus *nicht* folgern, dass desshalb ventrale und dorsale Metamerenstücke nicht zusammengehörten, dass eine einheitliche Metamerie nicht existire<sup>1</sup>. Was kann man für den ontogenetischen Nachweis dieser Zusammengehörigkeit mehr verlangen, als dass von Kopfsomiten her Mesoderm in die betreffenden Kiemenbogen sich erstreckt, dass also darin eine ganz positive Zusammengehörigkeit sich ausspricht, und dass, wie MARSHALL, zum Theil auch VAN WIJHE, gezeigt haben, den beiden ersten Kiemenbogen eine Zeit lang je ein Cölomabschnitt zukommt, der mit dem Cölom der bezüglichen Kopfsomite einheitlich ist, ja von letzteren aus sich bildet. Wenn dieser Befund des Kiefer- und des Hyoidbogens an den nächsten Kiemenbogen nicht mehr auftritt, so ist dieses aus der *abgekürzten Entwicklung* verständlich, die an diesen Platz gegriffen hat. Denn an diesen folgt die Trennung des ihnen zukommenden Mesoderms relativ früher, als bei den ersten Kiemenbogen (nur dem ersten nach VAN WIJHE, dem ersten und zweiten nach MARSHALL), folglich kann jene Cölomverbindung nicht zu Stande kommen. Wir haben also im Verhalten der Kiemenbogen zum Kopfcölom *zwei* Befunde vor uns. Aus diesem könnte gefolgert werden, dass entweder der eine Zustand aus dem anderen hervorging, indem ursprünglich ein gleiches Verhältniss für alle (primären) Kie-

<sup>1</sup> Es giebt unter den Wirbellosen außerordentlich verschiedene Zustände der Metamerie, aber es besteht doch keiner, in welchem das dorsale und ventrale ausgebildete Gebiet der Metamerie vollkommen selbständig wäre.

menbogen bestanden habe, oder dass ein solches Verhalten nicht vorhanden war, dass jene Differenz eine ursprüngliche vorstelle. In diesem Falle müsste man doch die innigen Beziehungen jenes ersten Bogens oder der ersten zu den Kopfsomiten anerkennen und sie beide, oder nur einen, von den übrigen Kiemenbogen sondern, indem man sie als in jener Hinsicht völlig selbständige Gebilde betrachtete. Das thut nun AHLBORN nicht, sondern er hält, wenn ich ihn richtig verstehe, sämtliche Kiemenbogen für einander homodynam. Dann muss man aber fragen, wie jene ontogenetische Differenz des Cöloms zu deuten sei. AHLBORN scheint sie nicht für wichtig zu halten, er geht wenigstens kurz darüber hinweg, und betont nur den Zusammenhang des Cöloms der Kiemenbogen mit dem ventralen Cölom. Für die hier angeregte Frage ist aber gerade jene dorsale Cölomverbindung von Wichtigkeit. Ist dieser Zusammenhang am Kieferbogen, oder an diesem und am Zungenbeinbogen, etwas Primäres oder etwas Sekundäres? Im ersteren Falle ist das Verhalten in dem hinteren Bogen das Sekundäre, im zweiten Falle umgekehrt. Das scheint mir eine sehr wichtige Alternative. AHLBORN hat sie nicht in Betracht gezogen. Nach meinem Dafürhalten wird über jene Alternative vom Mesoderm her entschieden werden müssen. Wenn das Mesoderm der Kiemenbogen mit den Kopfsomiten zusammenhängt, so ist auch anzunehmen, dass die Höhlungen im Mesoderm, ventrale Cölombildungen, mit jenen der Kopfsomite Zusammenhang besessen haben. Dieser ontogenetisch nicht mehr allgemein nachweisbare Zusammenhang ist zu erschließen aus dem Verhalten des ersten oder der beiden ersten Kiemenbogen, die als die erst entstandenen auch das ursprünglichere Verhalten bewahrt haben. Durch die VAN WIJHE'schen Beobachtungen werden wir in den Stand gesetzt, in dem Verhalten des Cöloms der beiden ersten Bogen eine Abstufung zu erkennen, die an den Befund der folgenden Kiemenbogen anschließt. Von seinem erst beobachteten Stadium (1) sagt VAN WIJHE: »Das zweite Somit, welches eine geräumige Höhle« »umschließt, ist an der Stelle, wo es mit der ventralen Leibeshöhle« »(hier der mandibularen Höhle) kommunicirt, nur wenig einge-« »schnürt.« »Das dritte Somit befindet sich mit seiner Hauptmasse« »über der ersten Kiementasche, nur sein hinterer Theil erstreckt« »sich ein wenig caudalwärts und hängt noch gerade mit der so-« »liden Zellmasse im Hyoidbogen zusammen. Diese Zellmasse be-« »steht aus den jetzt zusammengedrungenen Wänden der späteren« »Hyoidhöhle.« »Im folgenden Stadium (3) ist die Höhle des zweiten«

„Myotomes vergrößert und communicirt noch mit der Kieferhöhle.“  
 „Die Wände des dritten Myotomes setzen sich jetzt nicht mehr in“  
 „das Epithel, welches die Höhle des Hyoidbogens umschließt, fort.“  
 Eine Kommunikation „mit der Hyoidhöhle, welche von MARSHALL“  
 „behauptet wird<sup>1</sup>, ist in keinem meiner Embryonen vorhanden. Weil“  
 „aber in dem vorhergehenden Stadium die Wände des dritten Somi-“  
 „tes mit dem Mesodermepithel im Hyoidbogen, welches jetzt die Hyoid-“  
 „höhle umschließt, zusammenhängt, muss ich eine potentielle Kommu-“  
 „nikation zugeben.“ Wir haben so am ersten Bogen dorsalwärts eine  
 vollständige Kommunikation, während im zweiten (nach VAN WIJHE,  
 nur noch ein epithelialer Zusammenhang besteht. Später besteht  
 zwar jene Kommunikation noch für das Kieferbogen-Cölom, allein  
 das dritte Somit (oder jetzt Myomer) hat seine Höhle nicht in Ver-  
 bindung mit der inzwischen selbständig aufgetretenen Hyoidhöhle.  
 Im Hyoidbogen liegt somit eine Vermittelung zu dem Verhalten des  
 Kieferbogens sowohl, als auch zu jenem der nächsten Kiemenbogen.

Die Behauptung AHLBORN's bezüglich der gänzlichen Unabhängig-  
 keit der ventralen Metamerentheile des Kopfes von den dorsalen, soll  
 auch durch vergleichende Betrachtungen in vollem Maße bestätigt  
 werden. AHLBORN's Vergleichenngen werden uns weiter unten be-  
 beschäftigen.

Indem ich in den, den ersten und den zweiten Kiemenbogen mit  
 umfassenden Metameren eine Wiederkehr primitiver Einrichtungen  
 erkenne, kann das bezüglich der folgenden Metameren minder behaup-  
 tet werden. Wir haben hier zwar gleichfalls Somite, welche den  
 Kiemenbogen entsprechen, aber diese bieten doch sehr bemerkens-  
 werthe andere Verhältnisse. Einmal trifft sich noch ein zweites auf  
 dem zweiten primären Kiemenbogen, welches aber eben so wenig wie  
 die beiden folgenden ein echtes „Myomer“ bildet, und erst die drei  
 letzten erfüllen in dieser Beziehung ihre Bestimmung. VAN WIJHE, der  
 sämtliche Somite auf Kiemenbogen bezog, wie sie ihnen ja auch in  
 der That zu entsprechen *scheinen*, nimmt hierin einen primitiven Befund  
 an. Ich glaube nicht, dass dieser aufrecht erhalten werden kann.  
 An denjenigen Somiten, welche, ohne Muskulatur zu liefern, wieder  
 verschwinden, d. h. wohl in Mesenchymgewebe übergehen, ist nichts

<sup>1</sup> MARSHALL hatte seine Untersuchungen an *Scyllium canicula*, VAN WIJHE  
 an *Scyllium catulus* und *canicula*, sowie an *Pristiurus* angestellt. Ob die an-  
 gegebenen Differenzen sich auf die Verschiedenheit der Gattung und Arten  
 beziehen, ist noch festzustellen. VAN WIJHE's oben citirte Angaben scheinen  
 sich auf *Sc. catulus* zu beziehen.



Positives für jene Frage zu ermitteln. Wohl aber an den drei letzten, über den drei letzten Kiemenbogen lagernden Myomeren. Zur Beurtheilung derselben hat man gewiss auch die Abkömmlinge mit in Betracht zu ziehen. Diese bestehen in einer Muskulatur, welche theils dorsal bleibt, theils sich ventralwärts begiebt und schließlich die als *M. coraco-hyoideus*<sup>1</sup> bezeichnete Muskelmasse bildet.

Es geht also aus jenen drei letzten Kopfsomiten etwas von den Produkten der übrigen ganz Abweichendes hervor. Jene Muskulatur hält sich hinter den Kiemen, dann unterhalb derselben. Sie ist auch keine dem Kiemenapparat ausschließlich eigene Muskulatur. Diese Verschiedenheit von den drei ersten Myotomen, welche die Augenmuskeln liefern, muss befremden. Wenn diese Muskulatur nicht den Kiemen angehört, und die Kiemen ventral die Kopffregion des Körpers abschließen, so wird sie ungeachtet ihrer ventralen Ausdehnung ins Gebiet der Kiemen doch nicht dem Kopfe zugerechnet werden dürfen.

*In jenen drei letzten Kopfsomiten vermag ich daher gar keine dem Kopfe ursprünglich zugehörigen Theile zu erkennen.*

In der Erstreckung ins Ventralgebiet des Körpers liegt eine Übereinstimmung mit den Rumpfsomiten, welche nicht bloß die dorsale sondern auch die ventrale Rumpfmuskulatur liefern, indess die Kiemenmuskulatur nicht aus Kopfsomiten, sondern aus den Seitenplatten entsteht. Das ist bereits VAN WIJHE aufgefallen und hätte ihn zu der Frage führen müssen, ob denn jene drei letzten Myomeren überhaupt dem Kopfe angehören, wie ja bereits BALFOUR sie für dem Kopfe fremde Theile hielt (s. pag. 8).

Hat man in dem Territorium der Produkte jener Myomeren ein nicht dem Kopfe zugehöriges Gebiet erkannt, so werden die Kopfsomite in der Art, wie sie bei den Selachiern auftreten, nicht sehr primitiven Zuständen des Kopfes entsprechen. Sie bezeugen vielmehr eine auch hier bereits in der Ontogenese stattgefundene Umänderung noch primitiverer Befunde.

Wie schon in der Anlage der Kiemen bedeutende Veränderungen entstanden sind, da nur die, durch die Vergleichung mit niederen Formen als bereits reducirt anzusehende Kiemenzahl zur Anlage gelangt, so ist auch an den metameren Bildungen der Kopffregion ein

<sup>1</sup> VAN WIJHE gibt nur das letzte Kopfsomit in Beziehung zu jenem Muskel an, ob das 7. und 8. sich eben so weit ventral erstrecken, ist ihm unbekannt geblieben. Alle drei aber entfalten sich auch dorsalwärts, wodurch sie sich von den vorhergehenden auffallend unterscheiden.

Defekt eingetreten. Die ersten drei lassen Muskeln entstehen, die folgenden erlangen keine Sonderung in Muskeln mehr und erfahren in dieser Hinsicht eine Rückbildung, und daran schließen sich solche, die man nicht mehr dem Kopfe zurechnen darf, wenn sie auch scheinbar seinem Gebiete angehören. Ob sie die Stelle anderer, früher vorhandener, bei den Selachiern gar nicht mehr zur Anlage gelangender einnehmen, müssen wir als offene Frage behandeln. Wir kommen auf dieselbe zurück.

Ich rechne also nur die ersten sechs Somite VAN WILHE's dem Kopfe zu. Sind nun die anderen drei, wie BALFOUR vernuthete, als Rumpfsomite anzusehen? Diese Frage ist nicht so leicht zu beantworten. Es liegt hier eine Gegend vor, in welcher bedeutende Umgestaltungen vor sich gegangen sein müssen, da hier Kiemen verschwunden sind. Dass eine solche Veränderung in der ventralen Region auch in der dorsalen sich bemerkbar machen muss, ist einleuchtend. Nachdem die Verschiedenheit des Werthes der drei letzten Kopfsomite in Vergleichung mit den vorhergehenden die Vorstellung bedeutender Veränderungen in dieser Region erzeugen muss, so ist auch der von VAN WILHE so sehr betonten Thatsache des Bestehens zweier Somite über dem Hyoidbogen eine viel geringere Bedeutung beizumessen. Die Kopfsomite korrespondiren eben nur am vordersten Theile des Kopfes den Kiemenbogen; am hinteren müssen Reduktionen und Verschiebungen stattgefunden haben, denn an der Stelle von Kopfsomiten befinden sich solche, die nur mit Rumpfsomiten übereinkommen.

Wenn AHLBORN also die dorsale Metamerie nicht mit der ventralen in Übereinstimmung sieht, so ist er mit Bezug auf die hinteren Metameren im Rechte, wenn er auch an die hier gegebene Deutung nicht gedacht hat, aber er hat Unrecht, wenn er diese mangelnde Übereinstimmung auf das *ganze* Kopfgebiet bezieht, und etwas Ursprüngliches darin findet. Eben so irrtümlich ist es, wenn er mir die Beziehung aller jener dorsalen und ventralen Metamerentheile zuschreibt oder meine Auffassung auf die ontogenetischen Erfahrungen anwendet. Was von den letzteren bis jetzt bekannt geworden ist, zeigt uns schon *recht veränderte Befunde*, so dass selbst der früheste Zustand der Ontogenie des Selachierkopfes nicht für ein Paradigma für die Phylogenese des Kopfes der cranioten Wirbelthiere gehalten werden darf.

Ich könnte jenen Angriff einfach als gar nicht treffend erklären, da zur Zeit meiner Darstellung jenes Stadium der Ontoge-

nese noch gar nicht bekannt war, aber zur Erläuterung der Methode AHLBORN's ist es nicht unzweckmäßig darauf einzugehen. Sein Axiom der neun Urwirbel des Kopfes der Wirbelthiere benutzt er, um zu zeigen, wie verschieden die Beziehungen der Branchiomerer zu den Urwirbeln seien. Der Kopf der Anuren besitzt nach GOETTE vier Kopfsegmente oder Urwirbel<sup>1</sup>. Der Hyoidbogen entspricht dem zweiten Kopfsegment, dieses zweite Kopfsegment ist aber nach AHLBORN dem siebenten der Selachier komplet homolog, während der Hyoidbogen der Selachier nur dem dritten und vierten Kopfsegmente korrespondirt. Daraus folgert er, dass die Kiemenbogen zu sehr verschiedenen Kopfsegmenten Beziehungen besitzen können, dass also eine durchgreifende Metamerie in meinem Sinne nicht existirt. So weit die Argumentation unseres Autors.

Bei der Prüfung der Unterlagen dieser Beweisführung hat man vor Allem die behauptete Homologie der drei letzten Kopfsegmente genauer zu betrachten. Darauf basirt AHLBORN seine Vergleichung, in deren Bereich er auch die Petromyzonten zieht. Sind nun die drei letzten Kopfsegmente der Anuren den drei letzten der Selachier homolog, oder sind sie es nicht? Das ist die vor Allem zu beantwortende Frage, auf die AHLBORN sich gar nicht eingelassen hat. Es besteht ja für ihn darüber gar kein Zweifel. Jene Beantwortung ist aus dem Verhalten der Nerven zu gewinnen. Zu den drei letzten Kopfsegmenten gehen bei Selachiern (wenigstens bei Scyllium die sogenannten unteren Vaguswurzeln, die den Hypoglossus bilden oder bilden helfen. Die Kopfsegmente selbst lassen jene Muskeln entstehen, welche das Hypoglossusgebiet vorstellen. Bei den Anuren sind untere Vaguswurzeln nicht bekannt, der Hypoglossus ist der erste oder vielmehr der zweite Spinalnerv. Dass dieser zu jenen drei letzten Kopfsegmenten der Anuren Beziehungen besäße, ist nicht erwiesen. Es besteht auch nicht einmal Wahrscheinlichkeit dafür. Somit ist die Homologie der drei letzten Kopfsegmente unbegründet und Alles was AHLBORN

<sup>1</sup> Den ersten Urwirbel der Anuren betrachtet AHLBORN auf allgemeine Gründe hin als den sechs vorderen der Selachier entsprechend, er statuirt darauf eine neue Metamerie, die er »Kryptomerie« nennt, indem er in jenem Urwirbel eine größere Anzahl unter einander verschmolzener Segmente annimmt, dann ist der zweite, dem Hyoidbogen entsprechende, dem siebenten der Selachier homolog (pag. 323). Aber wo ist es denn erwiesen, dass im ersten Kopfsegmente der Anuren jene Urwirbel zu finden seien? Wo ist denn auch nur ein rationeller Grund dafür? Während er für den Vordertheil des Kopfes an »Kryptomerie« denkt, warum soll dieser Zustand nicht auch am Hinterkopfe existiren können?



daraus für die große Unbeständigkeit der Beziehungen der einzelnen Kopfsegmente zu den Kiemenbogen ableitet, muss als hinfällig gelten, mit welch' großer Zuversicht es auch ausgesprochen wurde<sup>1</sup>.

Diese Zurückweisung des mir entgegengestellten Argumentes betrachte ich aber nicht als zur Begründung meiner Auffassung notwendig. Denn diese ist auch zu halten, wenn die dorsale Metamerie, wie sie die Ontogenese der Haie aufweist, nicht mit der ventralen völlig kongruent ist. Wie bei allen ontogenetischen Erscheinungen hat man sich auch bezüglich jener dorsalen Metameren oder Kopfsomite die Frage vorzulegen, ob hier ein wirklich palingenetischer Zustand gegeben sei. Nur BALFOUR hatte sich in dieser Hinsicht kritisch verhalten, alle Späteren nahmen die sämtlichen Kopfsomite als etwas Primitives an. AHLBORN vindicirt sie kurzweg »allen Wirbelthieren«, wobei er wohl schwerlich an die Notidaniden, jedenfalls gar nicht an Amphioxus gedacht hat! Jene Kopfsomite gehen nach hinten unmittelbar in die Urwirbel des Rumpfes über, von denen sie nicht wesentlich verschieden sind. Durch welche Kriterien sind sie nun von den Rumpfsomiten abgegrenzt? Doch wohl durch nichts Anderes als die Lage über den Kiemen und durch das spätere Verhalten. Alle Untersucher stimmen darin überein, dass sie die Grenze des Kopfes gegen den Rumpf durch die letzte Kiemenspalte gegeben betrachten<sup>2</sup>, und dass sie die Art der Innervation in Betracht ziehen. Aber damit gehen Hand in Hand die Derivate der Kopfsomite. Dieser Punkt wird recht scharf ins Auge zu fassen sein. Wenn die Kopfsomite einestheils nur dorsale Muskeln (Augenmuskulatur) liefern, anderentheils hinfalliger Natur sind, nicht aber ventrale, den Kiemenbogen angehörige Muskeln entstehen lassen, so sind jene letzten drei Kopfsomite der Selachier gar nicht zum Kopfe gehörig,

<sup>1</sup> Wenn jenes Schwanken der Beziehungen der Urwirbel zu ihrer Nachbarschaft vorkäme, so nähme auch die Anlage des Hörorgans daran Theil. Dieses entsteht nach GOETTE ebenfalls in der Höhe des zweiten Kopfsegmentes oder vielmehr zwischen diesem und dem dritten. In dem gleichen Bereiche giebt GOETTE die Anlage des Facialis an. Unter diesen Umständen ist doch an eine Identität des ersten Urwirbels der Anuren und des sechsten der Selachier nicht zu denken!

<sup>2</sup> Auch AHLBORN muss das thun, denn sonst könnte er nicht so bestimmt von den neun Kopfsomiten sprechen. Damit stimmt aber gar nicht überein, was er über die Lagebeziehungen zwischen Kiemenbogen und Kopfsomiten äußert. Erstere finden sich nach ihm auch unter Rumpfsomiten, so bei Petromyzon, was für ein primitives Verhalten ausgegeben wird. Während er aus all' Diesem die Selbständigkeit seiner Branchiomerie zu deduciren sucht, vergisst er ganz, dass er bei den Selachiern jene Kopfsomite doch in anderer Lagebeziehung findet.

denn aus ihnen geht, wie von den Rumpfsomiten, auch ventrale Muskulatur hervor (s. oben pag. 4). Es möchte scheinen, als ob ich damit mich der AHLBORN'schen Auffassung näherte, da ich ja das Kiemengebiet, eine echte Kopfregion, von Rumpfsomiten überlagert sein lasse, also eine Diskordanz der Kiemenbogen mit den Kopfsomiten acceptire. Dagegen bemerke ich, dass AHLBORN gerade in diesem Falle das, was ich für Rumpfsomite halte, für Kopfsomite erklärt, und dass für das Übrige die große Divergenz meiner Auffassung von der AHLBORN'schen sowohl als auch von jener anderer Autoren sich von selbst dem Leser ergeben wird.

Wenn nun jene drei Kopfsomite Rumpfsomite sind, so folgt daraus, dass schon in der ersten Anlage des Selachierkopfes Zustände auftreten, welche nicht als primitive gelten können. Man konnte das schon aus dem Verhalten des vierten bis sechsten Somites erschen, welches keine Muskulatur entstehen lässt. Es wird also in diesen Somiten etwas angelegt, was nicht zur Ausbildung gelangt. Sie sind Zeugnisse für die Unvollständigkeit der ontogenetischen Urkunde, die uns in der Entwicklung des Selachierkopfes überliefert ist. Darin, dass diese klar vorliegende Unvollständigkeit nicht gewürdigt wurde, liegt ein Fehler, der weitere Irrthümer hervorrief.

Die Beziehung der dorsalen Metamerie zur ventralen ist auf Grund der unvollständigen Erhaltung der ersteren schon im Selachierkopfe nur noch spurweise erhalten. Noch weniger wird sie in höheren Abtheilungen erkennbar sein. Daraus folgt aber nichts weniger als ein Grund für die Annahme, dass sie gar nicht bestanden hat, vielmehr sprechen jene Spuren am Kiefer- und Hyoidmetamer deutlich genug, und in diesen hat die Ontogenie ein werthvolles Zeugnis geliefert.

#### 4. Nerven.

In meiner Darstellung der Metamerie des Kopfes bot die Prüfung der Kopfnerven einen sicheren Anhaltspunkt, während ich, die Verhältnisse des centralen Nervensystems in gleichen Betracht zu ziehen, keinen Anlass gefunden hatte. denn die Gliederung der Gehirnanlage in drei, resp. fünf Abschnitte konnte nicht auf eine den gesamten Kopf betreffende Metamerie bezogen werden; sie ergiebt sich dem Gehirn eigenthümlich, dessen einzelne Abschnitte außerordentlich verschiedenen Werth besitzen<sup>1</sup>. Daher ist nur der Medulla

<sup>1</sup> Dieser Umstand spricht sehr gegen die Verwerthbarkeit der einzelnen

oblongata mit den dort befindlichen Lobi vagi gelegentliche Erwähnung geschehen. Die bezüglichlichen Anschwellungen wurden auf die Metamerie des Vagus gedeutet. Dem Bestande älterer Angaben über eine am Gehirn auftretende Metamerie, sind nun noch solche in neuerer Zeit hinzugekommen. Nicht bloß am Nachhirn sondern auch am Mittelhirn sind metamerenartige Gebilde erkannt worden. Man siehe darüber KUPFFER's (Nr. 26) Mittheilung über die primäre Metamerie des Neuralrohres der Vertebraten. So interessant und so vielversprechend diese Thatsachen sind, so wenig scheinen sie mir gegenwärtig geeignet, zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes selbst als Faktoren in Geltung gebracht zu werden. Das wird erst eintreten können, wenn ihre Beziehung zu anderen, den Kopf aufbauenden Organen erkannt ist. Da wo bereits eine klarere Einsicht in solche metamere Bildungen besteht, konnten sie auf Ursprungsstellen von Nerven bezogen werden, womit ich keineswegs sagen will, dass ich desshalb alle jene Zustände von vorn herein in gleicher Weise beurtheilen möchte. Aber aus jenen Beziehungen zu Nervenwurzeln dürfte hervorgehen, dass wir jene (in der vorhin gegebenen Einschränkung) wohl von peripheren Verhältnissen, nämlich dem mit der Stärke der Nerven Hand in Hand gehenden Verbreitungsumfange derselben, ableiten können. Wir sehen das aus dem Verhalten des Vagus bei Selachiern, dessen vordere, stärkere Wurzelbündel bedeutenden Anschwellungen der Lobi vagi entsprechen, deren Erhebungen in dem Maße abnehmen, als auch die Wurzelbündel unansehnlicher werden<sup>1</sup>.

Damit verschiebt sich die Bedeutung der centralen Metamerie nach der Peripherie. Wenn jene centrale Metamerie, wenigstens im Bereiche des Nachhirns, der Reflex peripherer Zustände ist, so treten die Nerven selbst in höherem Werthe auf. Daraus motivirt sich die Prüfung der Nerven bei der Frage nach der Kopfmetamerie auch ohne jene Rücksichtnahme auf die centrale Metamerie, welche zur absoluten Verwerthung noch nicht reif ist.

Die Kopfnerven wurden von mir nach ihrem sehr verschiedenen morphologischen Werthe gesondert. Ich habe sie in zwei große

---

Abschnitte des Gehirns. Auch haben wir in jenem Abschnitte ältere und neuere Formationen zu unterscheiden, von denen die letzteren sicherlich nichts mit der Metamerie zu thun haben.

<sup>1</sup> Dass diese Verhältnisse durch die Komplikation des Vagusursprunges, wie uns ROYON ihn kennen lehrte, im Allgemeinen nicht geändert werden, sei hier bemerkt.



Abtheilungen gebracht, indem ich den ersten und zweiten als Gebilde eigener Art von den übrigen schied. Die ersteren betrachtete ich als solche Nerven, welche nicht auf Metameren des Kopfes bezogen werden könnten, indess ich die übrigen Nerven als Metameren angehörig darstellte. Dabei schied ich sie in die Triginus- und in die Vagusgruppe. Es wird zu prüfen sein, wie sich gegenwärtig diese Fragen gestaltet zeigen.

### I. Olfactorius.

Der Riechnerv wurde zuerst von MARSHALL (Nr. 28) in ausführlicher Begründung als ein segmentaler, mit den Spinalnerven in Entwicklung und Bau übereinstimmender Nerv dargestellt. Später wurden von demselben Autor (Nr. 30) die Zeugnisse noch einmal geprüft und zusammengestellt. In Folgendem sei das Hauptsächlichste dieser Begründung vorgeführt und betrachtet.

1) »The olfactory nerve develops very early « »an attempt has been « »made to show that the olfactory nerve, is » »one of the first nerves in « »the body to appear«. There is also an evidence, though as yet « »conclusive, in favour of the origin of the olfactory nerve in the chick « »from the neural crest.«

Dass der Nerv zuerst entsteht, beweist gar nichts für die segmentale Natur desselben. Was die Möglichkeit angeht, dass er aus der Nervenleiste entstehe, so liegt darin wieder nichts für die metamere Bedeutung des Nerven, denn es würde dann daraus nur zu folgern sein, dass er entstehe wie andere Theile des peripherischen Nervensystems. Wenn alle Nerven aus der Nervenleiste entstehen, so ist eben der Ursprungsmodus ein gleicher. Man kann eben so gut sagen: alle Nerven wachsen aus dem centralen Nervensystem, denn *die Nervenleiste hat nichts mit der Metamerie zu thun*. Die Art der Genese ist nicht auf die speciellen Unterschiede zu beziehen. Nach dem von MARSHALL geübten Verfahren würde man auch vom Gehirn behaupten dürfen, es sei gleichwerthig mit dem Rückenmarke, oder von den einzelnen Theilen des Gehirns: sie seien einander homolog. Es ist übrigens nicht einmal der Ursprung aller Nerven von der Nervenleiste erwiesen. Vom Oculomotorius vermuthet es MARSHALL nur beim Hühnchen. Bei Selachiern hat er nichts dahin Deutendes gesehen.

2) »The olfactory nerve resembles the segmental nerves in un-« »dergoing during the earlier stages of its development a very consi-«

«derable displacement of its root of attachment to the brain, and its»  
 »feature is one of the most remarkable characters of the segmental«  
 »nerves and is so far as we know, confined to them, its occurrence«  
 »in the olfactory nerve must be admitted to be of much weight.«

MARSHALL legt also auch hier auf die Ähnlichkeit der Genese mit anderen Nerven das Gewicht. So wenig aber als jene anderen Nerven bloß durch die Art ihrer Entstehungsweise als segmentale Nerven sich erweisen, und zu dieser Bestimmung noch andere Instanzen erfordern, eben so wenig geht aus der dorsalen Genese des Olfactorius allein seine segmentale Natur hervor. Dass er aus dem primären Vorderhirn hervorgeht noch bevor die Hemisphären entstehen, durch die er später eine mehr basale Lage am Gehirn empfängt, kann höchstens begründen, dass er *älter* ist, als jene Differenzierung des Vorderhirns.

3) »The general course of the olfactory nerve in the early stages of development is, like the segmental nerves, at right angles to«  
 »the axis of the head at the point of origin of the nerve.« Auch diese Übereinstimmung mit metameren Nerven ist wieder nichts Anderes, als ein peripherischer Charakter. Warum soll ein nicht metamerer Nerv nicht auch rechtwinklig entspringen können? Die Metamerie ist hierbei wiederum nicht beteiligt.

4) »Concerning the relations of the olfactory nerve to visceral«  
 »arches and clefts, I must beg to refer the reader to the paper quoted«  
 »above«, d. h. auf die Abhandlung, welche wir oben bei den Kiemenspalten besprochen haben. Da wir dort für die Deutung der Riechgrube als frühere Kiemenspalte keine Spur einer Begründung finden konnten, ist die Riechgrube auch nicht für die metamere Auffassung des Olfactorius verwertbar.

5) »The olfactory nerve is distinctly ganglionic near its root«  
 »of origin from the brain in Elasmobranchs and in the chick.« Das ist doch wohl nicht eine Ganglionbildung, wie sie anderen Nerven zukommt. Die Ganglienzellen sollen ja am Beginne der Wurzel liegen, während sie bei anderen Nerven bei der ersten Entstehung derselben im Verlaufe der Wurzel vorkommen. Es wäre also hier eher eine Differenz als eine Übereinstimmung mit anderen sensiblen Nerven gegeben. Aber wir können auch ganz von diesem Verhalten absehen, da selbst bei einer Übereinstimmung mit anderen Nerven daraus noch nichts für die metamere Bedeutung bewiesen wäre.

Aus ämmtlichen Argumenten MARSHALL's hat sich keine Begründung für die Metamerie ergeben. Er folgert: weil der Olfactorius

mit anderen Nerven, welche metameren Werth besitzen, übereinkommt, wird auch der Olfactorius dazu gehören. Dabei ist etwas außerordentlich Wesentliches, ich möchte sagen die Hauptsache, gänzlich übersehen: *Die metamere Bedeutung eines Nerven bestimmt sich nicht aus seiner Beschaffenheit oder aus der Genese, sondern aus der Beziehung zu einem Metamer.* Eine solche Beziehung ist aber bis jetzt nicht erweisbar. Wenn wir die Metamerie des Mesoderms, wie billig, in Berücksichtigung nehmen, können wir mit Bestimmtheit sagen, dass der Olfactorius außerhalb des der Metamerie zugeheilten Gebietes liegt, wie denn auch VAN WILHE ihn nicht den metameren Nerven beizählte. Übrigens scheint MARSHALL selbst zu seinen Gründen kein rechtes Vertrauen zu besitzen, da er sagt: »The evidence is at present far from conclusive.«

Auch BEARD (Nr. 7) ist einer ähnlichen Meinung, hält aber nichtsdestoweniger den Olfactorius doch für einen Segmentalnerven, da er die Riechgrube für ein segmentales resp. branchiales Sinnesorgan erklärt. Er sagt »The nose is really a branchial sense« »organ, that is a sense organ of a nonexisting gill cleft and not a« »gill cleft itself.« Wie es sich mit der Realität des hier Behaupteten verhält, werden wir bei den übrigen »Branchialsinnesorganen« erfahren, welche der genannte Autor entdeckt haben will. Ich muss daher die Prüfung dieser Verhältnisse schon hier betrachten, was sich um so mehr empfiehlt, als auch für die folgenden Nerven die angeregte Frage in Betracht zu kommen hat. BEARD geht von der ersten Anlage der Ganglien des Kopfnerven aus. Wenn der von der Nervenleiste auswachsende Nerv (dorsal root) das Niveau der Chorda erreicht hat, verschmilzt er da, oder etwas unterhalb dieser Stelle mit dem Ektoderm. Dieses bietet an derselben Stelle eine Verdickung, und nach eingetretener Verbindung mit dem Nerven formen proliferirende Zellen eine Masse in Theilung begriffener Elemente, welche eben so mit dem Ektoderm wie mit dem Nerven (eben der dorsalen Wurzel) in Verbindung stehen. »This mass of cells is the rudiment of the Ganglion of the dorsal root, and externally to it is situated the rudiment of the primitive branchial sense organ of that root.« Eine epitheliale Verdickung wird also als Anlage (so möchte ich »rudiment« übersetzen) eines Sinnesorganes erklärt. Ein solches Sinnesorgan soll über jeder Kiemenspalte vorkommen. Er folgert es nur, weil Äste der Kopfnerven zu den Sinnesorganen der Haut gehen, und weil der Ramus lateralis des Vagus, welcher die Sinnesorgane der Seitenlinie versorgt, ursprüng-



lich gleichfalls eine ektodermale Verbindung besitzt. Nach der entstandenen Ganglionbildung setzt sich von dieser aus ein vom Ektoderm sich abspaltender Nerv dorsalwärts fort, den BEARD »Suprabranchialnerv« nennt. Sehen wir nun, wie es mit dem branchialen Sinnesorgan sich in der That verhält, so haben wir zuerst zu konstatiren, *dass ein solches Sinnesorgan nicht beobachtet ist.* BEARD nimmt es an, wohl auf Grund der epithelialen Verdickung und der Verbindung derselben mit einem Ganglion. Die ektodermale Wucherung an sich hat nun von vorn herein nicht absolut als Sinnesorgan, oder als das Rudiment eines solchen zu gelten, denn wir finden solche Zustände nicht bloß als Anlagen von Sinnesorganen. Wo eine Drüse sich bildet, oder wo zu einem anderen Zwecke eine Zellvermehrung statt hat, da zeigt das Epithel dieselben Proliferationsvorgänge. BEARD schließt aber: Weil Sinnesorgane aus ektodermalen Verdickungen entstehen, so muss auch die über den Kiemenpalten befindliche ein Sinnesorgan vorstellen. Das ist ein Trugschluss, aus dem vorhin bemerkten Grunde. Aber das unter der ektodermalen Verdickung befindliche »Ganglion« giebt doch Grund für die Richtigkeit der BEARD'schen Folgerung! Auch das muss verneint werden. Die Beziehung des Ganglions zu dem Ektoderm ist von BEARD richtig erkannt worden, er sagt: »the proliferated« »cells form a mass actively dividing elements still connected with« »the skin and fused with the dorsal root« »for some time the cells« »continue to be given off from the thickened epiblast, and of those« »already given off many show nuclear figures«. Die epitheliale Verdickung hat also die Bedeutung einer Quelle der Ganglienbildung. Das geht auch aus den bezüglichlichen Figuren BEARD's hervor, die zudem *in der Anordnung der Elemente der am Ganglion befindlichen Ektodermsschichte gar nichts aufweisen, was man auf ein hier sich bildendes Sinnesorgan beziehen könnte.* Wenn die Thatsachen, wie sie in Wirklichkeit bestehen, die Grundlage der Forschung abgeben, so kann man hier nur sagen: der Nerv wächst vom Centralorgane aus unter dem Ektoderm bis zu einer Stelle, an der ihm aus dem Ektoderm ein Zufluss von Formelementen zu Theil wird. Nachdem dies geschehen löst er die ektodermale Verbindung. Die ektodermale Verdickung ist also in klarer Weise von der jedenfalls zum Theile<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Die hinteren oder dorsalen Wurzeln, als welche die meisten Kopfnerven entstehen, sind bei BEARD als Zellenstränge abgebildet, jedenfalls als Gebilde, welche viele Formelemente führen. Aus der Vergleichung mit dem analogen

daraus hervorgehenden Ganglienbildung ableitbar, und es bedarf keiner anderen Annahme, zumal eine solche *nicht begründet werden kann*. In der Ganglienbildung aus dem Ektoderm liegt nicht die Voraussetzung eines Sinnesorgans. Da das ganze centrale Nervensystem aus dem Ektoderm hervorgeht, ist es nichts weniger als befremdend, wenn zur Bildung detachirter Centralorgane nochmals das Ektoderm jene Dienste leistet. Dass die Stelle, an welcher dieses geschieht, mit dem centralen Nervensystem keinen Anschluss mehr hat, hängt wohl mit zeitlichen Differenzen zusammen, indem die Nervenwurzel früher sich ausbildet, bevor sie die zur Ganglienbildung gehörigen Formelemente aus der Anlage des Centralnervensystems empfangen hat. Die Frage, ob nicht auch die Nervenwurzel sich aus dem Ektoderm abspalte, hat übrigens BEARD gar nicht in Erwägung gezogen, da es ihm nur auf die angeblichen Sinnesorgane ankam.

Wenn nun die Annahme BEARD's von »branchialen Sinnesorganen« nur auf jene ektodermale Verdickung sich stützen kann, deren reale Bedeutung für die Ganglienbildung er selbst nicht verkannt hat, so wird man fragen müssen, welche Beziehungen denn sonst noch zu Sinnesorganen vorhanden sein sollen? Weil an anderen Nerven Sinnesorgane der Haut vorkommen, so müssen sie hier über den Kiemen ihre primitive Lage gehabt haben (their primitive position being above the cleft). Also werden die anderen Hautsinnesorgane von jener Verdickung abgeleitet. Sehen wir ob das möglich ist. Da ist es der von BEARD als Suprabranchialnerv bezeichnete Nerv, in dessen Verbreitungsgebiet — freilich viel später! — Sinnesorgane auftreten. Diese haben nun mit den vermutheten branchialen Sinnesorganen *gar nichts* zu thun. Der Suprabranchialnerv entsteht als Abspaltung.

Verhalten der Spinalnerven kann vielleicht geschlossen werden, dass jene Elemente in das Ganglion übergehen. Die Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven anderer Wirbelthiere lehren, dass da ähnliche Züge von Zellen vom Centralnervensystem ausgehen. Diese sind aber noch nicht die dorsale Wurzel, diese entsteht vielmehr erst als ein zellenfreier Strang, nachdem jene Zellen in das Ganglion übergetreten sind. BEARD scheint diese Untersuchungen (von HIS, SAGEMEHL) nicht zu kennen und bezeichnet jene Zellenstränge als Nervenwurzeln.

Die ektodermale Betheiligung an der Ganglienbildung steht bei den Selachiern mit einer beachtenswerthen Verschiedenheit der Lage der Nervenwurzel und des Ganglions zu den Urwirbeln im Zusammenhange. Bei den Kopfnerven der Selachier verlaufen jene Nervenwurzeln nach außen von den Somiten (s. BEARD, Fig. 15, 16), während sie bei den Spinalnerven nach innen von diesen resp. ihren Derivaten verlaufen. (S. BALFOUR [5]. Plate X fig. 7.)

verläuft einfach unter dem Ektoderm, welches daselbst, wie wieder aus BEARD's Darstellung ersichtlich, *keine* Verdickung zeigt. Diese müsste aber vorkommen, wenn man die erste epitheliale Verdickung mit den später im Bereiche jener Nerven auftretenden Sinnesorganen in Beziehung setzen will. Dass aus der an der Ganglienbildung theiligten Epithelverdickung Elemente in jene *später* auftretenden Sinnesorgane übergegangen wären, ist daher wiederum eine unbegründete Annahme.

Ein ganz analoger Vorgang ist bei Wirbellosen bekannt, wo Schlundring und Bauchganglien aus dem Ektoderm, die Bauchganglien aus ektodermalen Verdickungen sich bilden. Ich verweise in dieser Hinsicht nur auf HATSCHKE's Arbeiten über *Polygordius*, *Sipunculus*, *Echiurus*. Vom Gehirne aus setzt sich die Schlundkommissur, vom Ektoderm sich abspaltend, zu peripherischen Ganglienanlagen des Ektoderms fort, dem Bauchstrange. Wenn das centrale Nervensystem ektodermalen Ursprungs ist, kann es nicht befremden, dass gangliöse Apparate gleichfalls aus dem Ektoderm entstehen, hier in diesem Falle direkt, im Falle des Spinalganglion auf indirekte Art.

Die BEARD'schen Aufstellungen von suprabranchialen Sinnesorganen haben in A. FRORIEP (Nr. 16) einen Vertreter gefunden. Die an Säugethierembryonen gemachte Entdeckung, dass über den Ganglienanlagen des N. facialis, glossopharyngeus und vagus gleichfalls »epitheliale Verdickungen« als Modifikationen des Körperepithels bestehen, wird in BEARD'schem Sinne gedeutet. Ob BEARD wirklich Sinnesorgane aus seinen Verdickungen habe entstehen sehen, wird nicht geprüft. Andere verwenden dann die Angaben FRORIEP's als eine Bestätigung BEARD's, und so bildet sich eine Meinung aus, die als eine begründete gilt, ohne dass auch nur eine Spur von empirischer Unterlage für sie bestände. Denn daran wird festgehalten werden müssen, sollen jene Verdickungen die Bedeutung »suprabranchialer Sinnesorgananlagen« besitzen, so müssen solche Sinnesorgane auch ausgebildet bestehen, denn man *kann nicht von der Anlage oder dem Rudimente eines Organs sprechen, dessen Existenz unbekannt ist.*

Nachdem wir die Grundlosigkeit der BEARD'schen Hypothese nach allen Richtungen dargelegt, kehren wir zum Olfactorius zurück, um zu sehen, was dieser Nerv nach BEARD in seiner Entwicklung mit anderen Kopfnerven Gleichartiges darbiete. Der Olfactorius wird da als eine vom Vorderhirn ausgehende Zellenmasse dargestellt, welche zu der die Anlage der Riechgrube bildenden epithelialen Verdickung verläuft (Torpedo). Die letztere soll dann ein Ganglion



bilden, mit welchem der Nerv verschmelze. Diese Thatsache, sagt er: »accord so mervellously with the development of the other« »cranial segmental nerves«. Was ist nun das für ein »Ganglion«, mit welchem der Nerv verschmelzen soll, und wie verhält es sich mit dem Nerven? Was zuerst das Ganglion betrifft, so kann es sich, wenn aus der von BEARD dargestellten Zellenmasse ein Ganglion hervorgehen soll, um Zweierlei handeln. Entweder ist es die dem Grunde der Nasengrube aufgelagerte gangliöse Masse, die bei ausgebildeten Selachiern noch innerhalb der Schädelhöhle liegt und die Riechnerven entspringen lässt. Das wäre dann der Bulbus olfactorius. Oder es ist eine in die Riechgrube selbst eintretende Ganglienbildung, die damit außerhalb des Cavum cranii, in der Riechschleimhaut läge. Von einer solchen Ganglienbildung ist nun aber nichts bekannt, und selbst aus den sorgfältigen Untersuchungen von M. SCHULTZE (Nr. 44) über den Bau der Nasenschleimhaut von Selachiern (Raja und Scyllium), sowie den neuen Angaben BLAUE's über die Riechschleimhaut von Teleostiern *ist nur der Mangel einer solchen Ganglienbildung konstatirbar*. Auch die Annahme, dass es der Bulbus olfactorius sein könnte, wird dadurch zurückgewiesen, dass der Bulbus olfactorius erst viel später aus dem Vorderhirn sich sondert. MARSHALL's Arbeit (Nr. 28) hat dieses wohl zweifellos dargethan. Derselbe hat aber auch eben so wenig ein Ganglion am Riechnerven erwiesen, wenn er auch, wie schon besprochen, von Ganglienzellen in der Nähe des Centralorganes spricht. Dies mögen dieselben Zellen sein, die BEARD in dem, was er Riechnerv heißt, abbildet.

Wenn wir sehen, wie das BEARD'sche Ganglion des Riechnerven ein aus einem indifferenten Gewebehaufen konstruirtes Gebilde ist, so wird noch in Erwägung zu nehmen sein, was jener mit dem Epithel der Riechgrube verschmelzende Zellenhaufen, das Einzige, was er *wirklich* beobachtet hat, bedeuten möge. In dieser Beziehung sind die bezüglichen Figuren nicht gut verwendbar, da die Zellen nur durch dunkle Flecke, welche wohl Zellkerne bedeuten, repräsentirt sind. Wenn man aber weiß, welch' bedeutende Zellwucherung in der Anlage des Riechorgans gebildet wird (BLAUE giebt von einem jungen Salamander ein gutes Bild davon), so wird man wohl die ganze Zellmasse, die BEARD für ein mit der Epithelverdickung verschmelzendes Ganglion hält, der Epithelanlage der Riechgrube zutheilen dürfen. Jedenfalls sind neue Untersuchungen zur Entscheidung dieser Frage wünschenswerth.

Es bleibt mir nur noch ein Umstand zu berücksichtigen, welchen

BEARD als Stütze für seine Meinung von der Homodynamie des Olfactorius mit anderen Kopfnerven in Anspruch nimmt. Das ist die vermeintliche primitive Übereinstimmung des Baues des Riechorgans mit anderen Sinnesorganen des Integumentes. Diese von BLAUE vorgetragene Lehre ward bereits oben geprüft, und daraus ging hervor, dass für die BEARD'sche Anschauung sich keine Stütze gewinnen ließ.

## II. Opticus.

Über die besondere Stellung des Sehnerven, den übrigen Kopfnerven gegenüber, entscheidet seine Genese mit der Augenanlage. Er kommt daher nicht als metamerer Nerv in Betracht. VAN WIJHE (59, pag. 18) hat ihn für *den ersten Kopfnerven*, den Olfactorius für *den zweiten* erklärt. Er gründet das auf das Verhalten der Augenblasen zum Ektoderm und dessen Zusammenhang mit der Nervenleiste. Die Anlagen der Augenblasen biegen zur Zeit des hier noch nicht geschlossenen Medullarrohres in das verdickte Ektoderm um, und diese verdickte Stelle hängt mit der Nervenleiste zusammen. Ohne an der Richtigkeit dieser auch durch Figuren erläuterten Darstellung zu zweifeln, glaube ich doch einen Einwand erheben zu dürfen. Es handelt sich hier nämlich um die Augenbucht, deren vordere Wand es ist, welche in der gegebenen Abbildung jenen Übergang zeigt. Die hintere Wand der Bucht geht in die Hirnanlage über. Die Abbildung giebt allerdings die Vorstellung, als ob sie nicht mehr weiter nach vorne liegen könne, aber wir sehen nicht, wie es weiter *ventralwärts* sich verhält. Ob VAN WIJHE aus diesem Verhalten jene Auffassung des Opticus und Olfactorius nur gefolgert hat, oder ob er die Anlage des letzteren Nerven in jener Beziehung gesehen, wird nicht von ihm angegeben. Im ersteren Falle wäre aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass noch weiter nach vorne, d. h. in Folge der Kopfkrümmung *ventralwärts*, die Olfactorius-Anlage sich fände und dann doch *vor* jener der Augenblase vorkomme. Die Angabe VAN WIJHE's postuliert für zwei, allgemein mit ganz verschiedenen Hirngebieten in Verbindung stehende Nerven eine bedeutende Verschiebung zur Erreichung des späteren Zustandes. Bevor wir einen solchen Vorgang werden annehmen dürfen, muss wohl die thatsächliche Unterlage etwas fester gestellt sein. Bis dahin wird die Angabe von MILNES MARSHALL, die mit den späteren Zuständen harmonirt, Geltung beanspruchen dürfen.

### III. Oculomotorius.

Dieser ward von mir als kein selbständiger, der Metamerie des Kopfes entsprechender Nerv angesehen. Ich war dazu veranlasst dadurch, dass der Nerv nicht die Eigenschaften der übrigen, mit Spinalnerven vergleichbaren Kopfnerven besitzt und dass auch kein durch Visceralbogen sicher bestimmbares Metamer vorhanden ist, welchem er zugetheilt sein könnte. Ich betrachtete den Oculomotorius als eine Portion des Trigeminus, deren selbständigen Austritt vom Gehirn und aus der Schädelhöhle ich von der Lage des Endgebietes in den Augenmuskeln abgeleitet hatte (Nr. 19, pag. 259).

Über die Genese dieses Nerven sagen uns MARSHALL und SPENCER (Nr. 31) Folgendes: »It arises from the base of the mid-brain« »not far from the mid-ventral line, by a large posterior ganglionic« »root, and by several smaller anterior ones clearly distinguished from the« »former by possessing no ganglion cells« »the nerve itself« »runs to the« »interval between the first and second head cavities, where it ex-« »pands into a ganglionic swelling.« Was hier vom Oculomotorius ausgesagt wird, bezieht sich nur so weit auf diesen Nerven, als von vorderen, ganglienzellenfreien Wurzelfäden die Rede ist; alles Andere betrifft den Ramus ophthalmicus profundus des Trigeminus, wie auch aus der fernerer Darstellung jener Autoren hervorgeht. Das Ganglion ist das G. ciliare. Wir haben also hier einen Zusammenhang mit dem Ganglion ciliare zu konstatiren, welches, wie unten gezeigt wird, nicht dem Oculomotorius, sondern dem Trigeminus zugehört. Damit kommt für ersteren eine Eigenschaft in Wegfall, welche zur Herstellung einer Gleichartigkeit dieses Nerven mit metameren Kopfnerven diene. Über den Austritt des Nerven vom Hirne haben MARSHALL's Untersuchungen nichts Sicheres geliefert. Beim Hühnchen hat derselbe zwar starke Gründe zur Annahme gewonnen, dass der Nerv wie die hinteren Kopfnerven von der Nervenleiste hervorchasse, und bezieht hierher noch eine Angabe von KÖLLIKER (Nr. 24), dass beim Kaninchen der Nerv nicht von der Unterfläche des Mittelhirns, sondern mehr seitlich abgehe. Wenn wir nun auch das, was bis jetzt über diesen Nerven bei den Selachiern feststeht: dass sein frühest erkannter Zustand ihn von der Basis des Mittelhirns nahe der Medianlinie abgehend zeigt, nicht als positives Kriterium für die Eigenthümlichkeit des Nerven und seine Verschiedenheit von den anderen Kopfnerven in die Wagschale werfen wollen, so



müssen wir doch hervorheben, dass selbst *mit dem eventuellen Nachweise der Genese von der Nervenleiste der selbständige metamere Werth des Oculomotorius noch nicht erwiesen wäre*. Es wäre dann nur eine *Gleichartigkeit* der Entstehung erkannt, welche keineswegs die Gleichwerthigkeit bezüglich der Metamerie involvirt. Da der Trigeminus von der Nervenleiste aus sich anlegt, würde der Oculomotorius *vor* dem Trigeminus abgehen und dabei bliebe immer noch fraglich, in wie fern der Oculomotorius nicht eine Trigeminsportion sei. Indem wir uns auf den MARSHALL'schen Standpunkt stellen, müssen wir von da aus noch den Beweis dafür verlangen, dass der Oculomotorius genetisch vom Trigeminus unabhängig sei. Da wir aber auch aus dem rechtwinkligen Abgang des Nerven, wie es von MARSHALL angegeben wird, keinen Grund für seinen metameren Werth zu erkennen vermögen, so sind die von MARSHALL aus dem Befunde des Nerven selbst aufgestellten Gründe für die Metamerie sämmtlich als ungenügende anzusehen.

Mehr Klarheit verbreiten VAN WIJHE's Untersuchungen über die Verhältnisse des Oculomotorius. Vor Allem wird gezeigt, dass, wie wir es oben auffassten, der proximale Theil des Ramus ophthalmicus profundus mit seinem Ganglion dem Trigeminus zugehört. Der Oculomotorius wird als eine ventrale Wurzel, ein an ihm, viel später als das Ganglion ciliare des Trigeminus, auftretendes Ganglion wird als sympathisches Ganglion gedeutet, da von ihm ein Nerv zur Arteria ophthalmica abgeht. Der Oculomotorius bietet also nach VAN WIJHE in den wesentlichsten Punkten *keine* Übereinstimmung mit den hinteren Kopfnerven, wie solches von MARSHALL angegeben war.

Wie ist nun der Oculomotorius als metamerer Nerv zu verstehen? Mir scheint das eine sehr schwierige Frage. Zieht man die Mesodermsomite herbei, so hat er gewiss eine Zugehörigkeit zum ersten, und wenn man da etwas rasch gezogene Schlüsse für förderlich hält, so könnte man sagen, nichts sei klarer, als dass das erste Somit zum Oculomotorius gehöre, folglich der Oculomotorius ein metamerer Nerv sei. Damit ist aber die Frage noch nicht gelöst, denn der Oculomotorius entbehrt, wie schon hervorgehoben, der Übereinstimmung mit den anderen Kopfnerven, an deren Metamerie man nicht zweifelt. Dann kommt auch der Ramus ophthalmicus profundus in Betracht, der zum ersten und zweiten Somit dieselbe Lage einnimmt, wie der Trigeminus zum zweiten und dritten, der Facialis zum dritten und vierten. VAN WIJHE hält dem zufolge den Ramus

ophthalmicus profundus für die dorsale Wurzel des ersten Segmentes, und rechnet diesem den Oculomotorius als ventrale Wurzel zu. Damit ist scheinbar die gleiche Auffassung gegeben, wie von MARSHALL und SPENCER, nur dass diese gleich von vorn herein den Ramus ophthalmicus profundus dem Oculomotorius beigezählt haben, den MARSHALL als einen ursprünglich dorsal entstehenden Nerven annahm.

Ich gebe zu, dass jene Auffassung *unter der Voraussetzung, dass der Ramus ophthalmicus profundus vom Trigeminus unabhängig sei*, plausibel scheinen kann. Große Schwierigkeiten bestehen aber dennoch. Auf alle diese hier aufmerksam zu machen<sup>1</sup>, kann ich aber um so mehr unterlassen, *als jene Voraussetzung gar nicht besteht*. Es ist nicht sicher erwiesen, dass der Ramus ophthalmicus profundus ein selbständiger Nerv sei. Thatsächlich ist nur, dass der Oculomotorius dem ersten Somite angehört, und dass der Trigeminus nichts mit ihm zu thun hat. Dass der Ramus ophthalmicus profundus zum Auge Beziehungen gewinnt, influenzirt die Somitenfrage und damit auch die Metamerie gar nicht. Die Erwägung der bedeutenden Umgestaltungen, welche bei der Phylogenese des Wirbelthierauges und seiner Adnexe vor sich gegangen sein müssen, wird auch eine sekundäre Betheiligung des Trigeminus, also eines anderen Metamers, nicht für unverständlich halten lassen. Sind doch auch der Trochlearis wie der Abducens nicht dem gleichen Somite angehörig.

Es bliebe also für die Zugehörigkeit des Ramus ophthalmicus

---

<sup>1</sup> Es sei nur der eine Umstand hervorgehoben, dass das Verhalten jener Nerven zu den Somiten ein ganz verschiedenes ist. Wenn auch der Oculomotorius zum ersten Somit gehört, so hat doch der Trigeminus, d. h. so wie ihn MARSHALL und VAN WIJHE auffassen, gar keine Beziehung zum zweiten, denn aus diesem geht ja der vom Trochlearis innervirte M. obliquus superior hervor, Ähnliches gilt vom dritten Somit. VAN WIJHE sucht dieser Schwierigkeit dadurch zu entgehen, dass er die drei Augenmuskelnerven auf die Hirnnerven vertheilt, wie er den Oculomotorius dem Ramus ophthalmicus, den Trochlearis dem übrigen Trigeminus, den Abducens dem Facialis als ventrale Wurzel zu-rechnet. Nun bietet aber der Trochlearis durch seinen Abgang vom Gehirn nichts mit dem Oculomotorius Gemeinsames. Aus diesem Verhalten folgert MARSHALL sogar, es habe sich darin ein primitiver Zustand erhalten, welchem gemäß der Nerv mit den anderen von der Neuralerista abgehenden Nerven übereinstimme. Nach MARSHALL existiren gar keine »ventralen« Wurzeln an den Kopfnerven. Wenn nun der Trochlearis durch seinen Abgang vom Gehirn nicht so ohne Weiteres dem Oculomotorius gleichwerthig gesetzt werden kann, so ist auch die Vergleichung mit unteren resp. vorderen Wurzeln nicht durchführbar.

profundus zum Oculomotorius nur der Umstand übrig, dass letzterer mit dem Ganglion ciliare verbunden ist, worauf wir weiter unten nochmals zurückkommen.

Die bisherigen Erfahrungen haben also am Oculomotorius keine Eigenschaften dargethan, die ihn als metameren Nerven erwiesen, wenn man von solchen jene Eigenschaften verlangt, wie sie den hinteren Kopfnerven zukommen. Alles was man zu Gunsten des Oculomotorius als eines metameren Nerven sagen kann, ist seine Zugehörigkeit zum ersten Somit, welches aber selbst wieder kein vollständiges Kopfmetamer vorstellt.

#### IV. Trochlearis.

So wenig wie vom vorhergehenden Nerven, kann von diesem gesagt werden, dass die neuen Untersuchungen zu einer übereinstimmenden Auffassung geführt haben. Ich hatte den Trochlearis für einen ursprünglich zum Trigemini gehörigen Nerven angesehen (Nr. 19, pag. 290 u. 541), hielt diese Ansicht aber noch der Begründung bedürftig. Sehen wir uns nun nach den Angaben Anderer um. Alle stimmen darin überein, dass der Trochlearis von seinem ersten Auftreten an keine Veränderung seiner Abgangsstelle vom Gehirn erfahre, dass also die Ontogenie keine neue Thatsache über diesen Nerven als solchen aufgedeckt hat. Er ist, wie MARSHALL und SPENCER (Nr. 31) betonen, der einzige Nerv, welcher beim erwachsenen Thiere seinen ursprünglichen Abgangspunkt vom Gehirn beibehält. Ferner: »in as much as there is no room as regards visceral« »arches and clefts for a segmental nerve between the third and« »fifth: the fourth would probably be rightly viewed as a sepa-« »rated branch of the third — the only other nerve arising from the« »mid-brain.« Diese Zusammengehörigkeit zum Oculomotorius wird von MARSHALL auch später hervorgehoben. Außer dem gemeinsamen Ursprung vom Mittelhirn wird auch die gemischte Funktion des Trochlearis, der bei Selachiern und Amphibien einen sensiblen Zweig entsende, als Grund für die Auffassung angeführt, dass dieser Nerv zum Oculomotorius gehöre, mit ihm einen Nerv gebildet hätte. Es soll so der Oculomotorius sich vom Trochlearis getrennt haben. Diese Auffassung stützt sich aber nicht auf Thatsachen, denn wenn MARSHALL es auch als Thatsache (fact) aufführt, dass der Oculomotorius einen ursprünglich dorsalen Ursprung habe, so unterscheidet er in demselben Satze zwischen Thatsachen, die sicher sind, und



solchen, die es nicht so ganz sind. Diese nennt er *„almost certainly“*. Als eine solche »beinahe sichere« Thatsache lässt er den dorsalen Oculomotorius-Ursprung gelten. Es wird erlaubt sein, vorläufig diese Angabe noch nicht als auf eine Thatsache gegründet ansehen zu dürfen. Wir finden aber MARSHALL selbst als Gegner gegen seine hier aufgestellte Annahme, wenn wir seine Argumentation gegen die Zugehörigkeit des Oculomotorius zum Trigeminus näher zu Rathe ziehen. Unter den Gründen, dass jene Zusammengehörigkeit *nicht* bestehe, finden wir als ersten angeführt, dass wir zwar ursprünglich getrennte Nerven allmählich unter einander sich verschmelzen sehen, »yet we know of no established case of a branch« *„attaining independence, and acquiring the character of a distinct nerve“*. Was ist es aber nun Anderes, als die Erwerbung des Charakters eines besonderen Nerven, wenn der Trochlearis sich vom Oculomotorius trennt, indem der letztere von seiner ursprünglichen Austrittsstelle herabrückt? Wir können also eine Zugehörigkeit des Trochlearis zum Oculomotorius, dergestalt, dass beide zusammen einen segmentalen Nerven vorstellen, nicht als begründet gelten lassen, denn erstlich ist ein Zusammenhang beider nicht erwiesen, zweitens besitzt der Trochlearis so wenig als der Oculomotorius ein ihm zugehöriges, dem Ganglion der folgenden Nerven homodynames Ganglion. Für diesen Mangel bietet dem Trochlearis die Abgabe sensibler Fasern, auf die MARSHALL in dieser Hinsicht Werth zu legen scheint, keinen Ersatz. Endlich darf wohl auch die Beziehung des Trochlearis zum zweiten Somit nicht übersehen werden. Das ist die einzige neue Thatsache, die zwar weniger den Trochlearis, als den M. obliquus superior betrifft.

VON VAN WIJHE ward die letztere Beziehung in den Vordergrund gestellt. Er betrachtet den Trochlearis als »ventrale Nervenwurzel« eines Metamer, dem der Trigeminus nach Abzug des Ramus ophthalmicus profundus als dorsale Nervenwurzel zugehört. Es ist nicht zu verkennen, dass diese Deutung viel mehr an die Thatsachen sich anschließt, als jene MARSHALL's, denn sie berücksichtigt nicht bloß dorsale, sondern auch ventrale Metamerbestandtheile. Andererseits aber scheint es doch nicht wenig misslich, den Trochlearis als »ventrale Wurzel« zu nehmen, nachdem er gerade die Eigentümlichkeit hat, niemals anders als »dorsal« abzugehen. Es ist also diese Auffassung nicht sowohl aus dem Verhalten des Nerven selbst entsprungen, sondern sie ist angenommen auf Grund der Beziehung zu dem Somit. Wenn diese für einander gleichwerthig

gelten, so werden es auch deren Nerven sein. Mir scheint, dass man diesen Schluss nicht unbedingt ziehen kann, denn die Somite selbst bedürfen noch sehr der Aufklärung, da sie ja thatsächlich keine einander gleichwerthigen Gebilde sind (s. pag. 8). Ich kann also dem von VAN WIJHE gegebenen Schema nicht beipflichten, indem ich, festhaltend an der noch unaufgeklärten Eigenthümlichkeit des Trochlearis, diesen als etwas Besonderes betrachte. Dabei sei die Zugehörigkeit zum zweiten Somit eben so wenig als die Zugehörigkeit dieses zum Kieferbogen und damit zum Trigemini in Zweifel gestellt.

### V. Trigemini.

Bei meinen ersten Untersuchungen glaubte ich dem Trigemini eine Mehrtheiligkeit zusprechen zu dürfen, indem ich ihn zwei Metameren entsprechend betrachtete (Nr. 18, pag. 545). Später habe ich diese Ansicht aufgegeben und betrachtete diesen Nerven als einheitlichen, und zwar als Nerv des ersten Metamers (Nr. 19). Dabei wurde der R. ophthalmicus als Ramus dorsalis<sup>1</sup>, der R. maxillaris superior mit dem max. inferior zusammen als Ramus ventralis aufgefasst. Ich ward zu dieser Auffassung dadurch geleitet, dass das Gebiet des Ramus max. sup. erst sekundär sich ausbildet (mit der Entfaltung des Palataltheiles des Palato-quadratknorpels), so dass auch der bezügliche Nerv erst damit seine Ausbildung gewinnen kann und demnach als eine sekundäre Bildung gelten muss.

BALFOUR (Nr. 5, pag. 191) hat die Entstehung des Nerven als eine Sprossung vom vorderen Ende des Hinterhirns beschrieben, die vom obersten Theile desselben ausgeht. Von einem ähnlichen Zu-

<sup>1</sup> Über den Gebrauch dieser Bezeichnung »Ramus dorsalis« äußert sich BEARD wie folgt: »But now to the so-called dorsal branch; of all the general names this is by far the worst. It is true that the name has been employed by many distinguished zoologists, STANNIUS, GEGENBAUR, BALFOUR, MARSHALL and VAN WIJHE, and that therefore to propose a change, except for very weighty reason, would be a very high handed and arbitrary proceeding. However it must be done, and on grounds to be afterwards stated.« »Though some of these various so-called dorsal nerves may come to occupy a dorsal position, still, as was first mentioned to me by Professor DOHRN, it is morphologically wrong to regard them as dorsal.« Er nennt einen R. dorsalis Suprabranchialnerv und sagt später: »Such divisions« (in sogenannte dorsale und ventrale Äste) only occur in the later development.« Also kommen sie doch vor! Ich möchte wissen, was STANNIUS oder ich anders gemeint haben sollen, als jene Zustände, die BEARD selbst zugesteht. Zu was also die Ent-  
rüstung!

stande gehen auch MARSHALL und SPENCER aus, aber es werden verschiedene Wurzeln unterschieden, indem zu der primären dorsalen noch sekundäre und tertiäre hinzutreten. Da aus diesen ein gemeinsamer Stamm entsteht, haben sie keinen Einfluss auf die Deutung des Nerven bezüglich seiner Zugehörigkeit zu mehreren Metameren<sup>1</sup>. Speziell interessirt uns in dieser Hinsicht der Ramus ophth. profundus, der zum Ganglion ciliare verläuft. MARSHALL und SPENCER haben denselben eben so wenig als BALFOUR als einen selbständigen Nerv entstehen sehen. Vielmehr wird er als ein vom Stamm des Trigeminus abgehender Zweig nachgewiesen. Bei MARSHALL (Nr. 29, pag. 85) heißt es vom Trigeminus: »it expands into a large ganglionic swelling, from which three nerves arise: the ophthalmic branch« »the communicating branch« »to the ciliary ganglion, and« »the mandibular branch« »the maxillary nerve is given off as a branch« »from the mandibular«. VAN WIJHE sagt, dass von der sehr breiten, durch eine Strecke der Nervenleiste vorgestellten ersten Anlage des Trigeminus zwei Auswüchse ausgehen, von denen der eine vor dem zweiten Somite, der andere an dessen Hinter- und Außenseite liege. Beide nähern sich später einander. Der vordere Trigeminusauswuchs ist der R. ophth. profundus, der hintere ist der übrige Trigeminus. Sie stellen nach VAN WIJHE zwei metamere Nerven vor. BEARD giebt von Torpedo an: »the outgrowth from the neural ridge which« »formes the main stem of the ciliary ganglion is practically continuous with the outgrowth which forms the main stem of the fifth.« Ob die Verschiedenheit dieser Angabe auf der Verschiedenheit der untersuchten Objekte beruht, weiß ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls besteht aber darin eine Übereinstimmung, dass alle Beobachter den R. ophthalm. profundus *nicht als streng gesonderten Nerven* entstehen sehen.

Die Nervenleiste, von der nach VAN WIJHE jene beiden Fortsätze auswachsen, ist nicht mehr mit der die Anlage des Facialis entsendenden Strecke im Zusammenhang. Es ist also etwas Einheitliches, Gesondertes da, woraus der gesammte Trigeminus hervorsprosst. Wenn nun auch die Selbständigkeit des R. ophthalm. prof. keineswegs erwiesen ist, so darf doch an die Möglichkeit gedacht werden, dass in jenem Aste einmal *ein gesonderter Nerv bestanden habe, der sich später dem Trigeminus anschloss*.

<sup>1</sup> Wenn in diesen Ursprüngen eine absolute Bedeutung für die angezogene Frage läge, so müsste man auch dem Oculomotorius eine Polymerie zuschreiben, da auch dieser Nerv mehrfache, am Austritte getrennte Wurzeln besitzt!



Diese Möglichkeit tritt aus VAN WIJHE's Angaben hervor, welche annehmen lassen, dass die Distanz der Abgangsstelle der beiden Nervenanlagen aus der gemeinsamen Anlagestrecke ursprünglich noch größer war, und dass damit auch eine völlige Trennung bestanden haben könnte. Aber auch das Verhalten des Ganglion ciliare kann als eine Stütze jener Vermuthung gelten.

Über das Ganglion ciliare verdanken wir VAN WIJHE wichtige Aufschlüsse. Er hat nachgewiesen, dass es nicht dem Oculomotorius zukomme, wie SCHWALBE (Nr. 45) auf Grund anatomischer Untersuchungen angegeben hatte, sondern eben dem Ram. ophth. prof., dass vielmehr das von SCHWALBE gefundene Ganglion ein anderes, erst später auftretendes, wahrscheinlich sympathisches sei. Für die Selachier ist diese Frage wohl jetzt klar geworden, dagegen bedarf sie für die höheren Abtheilungen der Wirbelthiere noch neuer Beobachtung.

Nach VAN WIJHE ist die Genese des Ganglion ciliare von jener des G. Gasserii unabhängig. Nach BEARD ist der Abstand des Ganglion ciliare vom G. Gasserii sehr gering. Aus mehrfachen Angaben über die Entstehung des G. ciliare bei höheren Wirbelthieren erfahren wir, dass es vom G. Gasserii sich abspalte. Ziehen wir diese nicht mit in Betracht, und fußen wir auf der VAN WIJHE'schen Angabe, so wird zugegeben werden müssen, dass das G. ciliare dem Ganglion Gasserii homodynam sein kann. Dies ist freilich nur unter der Voraussetzung möglich, dass der R. ophth. prof. einmal ein selbständiger Nerv war. Bei der großen Komplikation der gesamten Orbitalregion, kann über jene fraglichen Punkte noch keine sichere Entscheidung gegeben werden. Für die Selbständigkeit des R. ophth. prof. spricht das Ganglion, für die Abhängigkeit der mit dem Trigeminus gemeinsame Stamm.

Für den übrigen Trigeminus haben wir nur bei einem Punkte zu verweilen; dass er dem Kieferbogen angehört und damit dem zweiten Metamer, wenn das erste dem Oculomotorius und dem R. ophth. prof. zugetheilt werden soll, wird von MARSHALL und VAN WIJHE nicht in Abrede gestellt. Von Wichtigkeit ist uns nur der durch MARSHALL und SPENCER gelieferte Nachweis dafür, dass der *Ramus maxillaris* (sup.), nicht als selbständiger Ast, sondern als ein Zweig des R. mandibularis entsteht. Es kann daher der erstere nicht dem letzteren gleichwerthig gelten, wie es von MARSHALL angenommen wird, er stellt sich als etwas Sekundäres heraus. VAN WIJHE folgert: »weil der Ramus II weder als R. praetrematicus noch als«

»R. pharyngeus gedeutet werden kann.« bleibt nichts Anderes übrig, als ihn »zu den Rami dorsales gehörig zu betrachten«. Das möchte ich nicht als geboten ansehen, vielmehr sehe ich in dem Abgange des Nerven von einem entschiedenen R. ventralis einen Grund, ihn nicht zu den Dorsalästen zu rechnen. Das leuchtet vollends ein, sobald man sich über das Gebiet der Nerven Klarheit verschafft hat. Die Oberkiefer-Gaumenregion ist doch eben so gut noch ventrales Gebiet als die Mandibularregion, denn erstere entsteht vom ersten Kiemenbogen aus und entfaltet sich mit der Anlage des Palatoquadratum. Nichts ist natürlicher, als dass der sich ausbildenden Oberkiefer-Gaumenregion, die etwas Neues vorstellt, auch vom Ventralaste des Trigeminus ein Zweig sich anschließt, der damit eine besondere Bedeutung gewinnt. So ist von mir schon längst das Verhältnis dieser beiden Äste zu einander gedeutet worden. Wie überall hat man auch hier das Endgebiet des Nerven zu beachten. Eben so begreiflich ist aber auch, dass den folgenden Metameren ein solcher Nerv abgeht, denn an den folgenden Kiemenbogen entfaltet sich eben kein Theil zu einem der Oberkiefergaumenregion entsprechenden Abschnitte, da eben nur der Kieferbogen durch seine Beziehungen zur Mundöffnung die Bedingungen dazu besitzt. Mit dieser Auffassung fällt auch die Hypothese VAN WIJHE's: dass der Ramus II erst sekundär auf den Ramus III gerückt sei.

Von dem gleichen Gesichtspunkte werden wohl auch die beiden Rami ophthalmici, der profundus<sup>1</sup> wie der superficialis zu beurtheilen sein. Dass keiner von ihnen einen ventralen Ast vorstellen kann, lehrt die periphere Bahn dieser Nerven, welche über, resp. hinter dem Auge verläuft. Für den einen dieser Zweige habe ich das schon früher hervorgehoben. Wenn aber hier zwei solcher dorsal verlaufende Zweige vorkommen, so ist darin doch viel eher der Ausdruck bedeutender Veränderungen zu sehen, die in der vorderen Kopfregion durch Ausbildung vor sich gegangen sind, als die Andeutung einer Entstehung des Trigeminus aus ursprünglich zwei Nerven. Für Letzteres fehlen bis jetzt die Belege, für Ersteres sprechen dagegen zahlreiche andere, auch im Gebiete des Nervensystems vorhandene Eigenthümlichkeiten.

---

<sup>1</sup> MARSHALL und SPENCER sehen in dem Hautzweige des R. ophthalm. profundus eine Verbindung mit dem Olfactorius und betrachten das als eine Anastomose zwischen dem letzteren Nerven und dem Oculomotorius, da sie jenen R. ophth. prof. dem Oculomotorius zutheilen. Sie glauben, man könnte das als eine Stütze für ihre Deutung des Olfactorius s. oben ansehen, geben aber zu, dass die Fortsetzung des Nerven zur Haut jener Auffassung widerspreche, was gewiss einzuräumen sein wird.

## VI. Abducens.

Zur Beurtheilung dieses Nerven hat die Ontogenie nur festgestellt, dass er zum dritten Kopfsomite gehört, also zu demselben, welchem ventral der zweite Visceralbogen oder Hyoidbogen entspricht. Beziehungen zu anderen Nerven sind nicht aufgedeckt worden. Wir befinden uns daher diesem Nerven gegenüber in dem gleichen Falle, wie beim Oculomotorius und Trochlearis. Für den Ursprung des Abducens darf wohl hervorgehoben werden, dass er aus mehrfachen Wurzeln sich zusammensetzt. Sowohl MARSHALL als auch dieser und SPENCER beschreiben das. Es ist desshalb wichtig, weil es einen Beweis dafür abgibt, dass solche auch bei der Anlage des Nerven vorhandene mehrfache Wurzelbündel *an sich* noch nicht zur Begründung einer Polymerie des gesamten Nerven verwerthet werden können. Denn das steht doch außer Zweifel, dass es sich beim Abducens nicht um ein Multiplum von Nerven handeln kann.

Dass der Abducens als vordere Wurzel zum Facialis gehöre, wird von MARSHALL und VAN WIJHE angeführt. Aber das beim Trochlearis Bemerkte hat auch hier Geltung: dass diese vordere Wurzel nicht mit dem Trochlearis morphologisch gleichwerthig sein kann, wie die Verschiedenheit der Abgangsstellen erkennen lässt.

## VII. Acustico-facialis.

Die Ontogenese dieses Nerven hat ihre Zusammengehörigkeit vollkommen bestätigt. Sie gehen aus einer einheitlichen Anlage hervor, bilden einen einheitlichen Nervenstamm, von welchem sich sehr bald der Acusticus dorsalwärts abzweigt. MARSHALL und SPENCER sagen vom Acusticus: »It appears as a large ganglionic posterior« »branch of the seventh nerve, given off immediately beyond the root« »of origin.« Auch VAN WIJHE behandelt den Acusticus als einen Facialiszweig. Da aber der Facialis außer dem Ramus hyoideus noch zwei Äste absendet, den Ramus buccalis und einen zum Ramus ophthalmicus superficialis des Trigemini verlaufenden und mit diesem sich verbindenden, folgert VAN WIJHE, dass darin »eine Andeutung für die Zusammensetzung des Facialis aus *zwei* Nerven« liege. Es soll diese Meinung noch bestärkt werden durch das Vorkommen zweier Somite über dem Hyoidbogen, sowie durch die Deutung des Ramus mandibularis des Facialis als eines dem Ramus hyoideus



gleichwerthigen Astes. Die Entwicklung der Zweige des Facialis hat jener Verwerthung, auf die wir weiter unten nochmals zurückkommen, keine Stütze gegeben. Vor Allem müsste doch am Facialisstamm bei seiner ersten Anlage eine Sonderung bestehen. Davon ist nichts vorhanden. Der Ramus hyoideus (Ramus posttrematicus) ist, wieder nach VAN WIJHE's Angaben, anfänglich der einzige Ast, der von der Verschmelzungsstelle des Facialis mit dem Epithel über der ersten Kiemenspalte hervorgeht, und unser Autor giebt ferner an, er habe »nichts mit Sicherheit für die Doppelnatur des Ramus ventralis«, d. h. eben des Ramus hyoideus beobachten können. Ich kann das nur so verstehen, dass er über jene »Doppelnatur« gar nichts beobachtet hat, denn es findet sich auch nichts als unsicher angegeben, was möglicherweise jene Auffassung unterstützte.

Was nun jene beiden dorsalen Äste angeht, so giebt VAN WIJHE's Beschreibung ihrer Entwicklung auch für ihre Beurtheilung Anhaltspunkte. Er kommt selbst zu dem Resultate, dass beide Nerven zusammen einen einzigen Ramus dorsalis vorstellen. Es wäre dann der Acusticus ein zweiter dorsaler Ast. Aus diesen beiden dorsalen Ästen folgert er die »Doppelnatur« des betreffenden Kopfmetamer. Mir scheint, dass kein zwingender Grund dazu vorliegt. Mit mindestens demselben Rechte kann man von dem gänzlichen Fehlen einer Duplicität in der ventralen Region, die keine Spur eines doppelten Visceralbogens u. dgl. zeigt, auf die ursprüngliche Einheitlichkeit der Dorsalregion schließen, und von den beiden Rami dorsales den einen als etwas Sekundäres ansehen. Das ist nun in der That auch geboten, denn die erste gemeinsame Anlage für den Ramus buccalis und die Portio facialis des Ramus ophthalmicus superficialis tritt später auf, als die Anlage des Acusticus. Es besteht ja doch, wie VAN WIJHE zugeben wird, ein Stadium, in welchem nur der Acustico-facialis angelegt ist, und noch keine Verzweigung des Facialis. Daraus erwächst ein Grund, jenen zweiten Ramus dorsalis nicht als gleichwerthig mit dem Acusticus anzusehen.

Während VAN WIJHE wenigstens zugiebt, dass für das Bestehen zweier Segmente im Hyoidbogen keine ontogenetischen Thatsachen aufgeführt werden können, so macht sich BEARD die Sache leichter. Er betrachtet einfach das Dicht-neben-einander-Liegen des Facialis und des Acusticus, oder sagen wir den Zusammenhang beider, als etwas Erworbenes, sie sind für ihn »at first really distinct«. Wann dieses der Fall sein soll, verschweigt er. Das von BEARD konstruirte Schema eines metameren Kopfnerven, wie wir es oben schon be-

rührt haben, lässt eine hintere Nervenwurzel zum oberen Theile einer Kiemenspalte verlaufen, dort in die »sensory thickening« bezeichnete Epithelwucherung übergehen, von wo aus dorsal und ventral dann ein Ast ausgeht. Der erstere ist ein Suprabranchialnerv. Dieses Schema wendet er auf den Acustico-facialis an. In einem auch von WIEDERSHEIM (57) reproducirten Diagramm, welches die Genese des Wirbelthierkopfes darstellen soll, wird dieser Auffassung Ausdruck gegeben. Wir sehen da das vierte Kopfmetamer durch den Facialis ausgezeichnet. Der Stamm desselben läuft zu dem supra-branchialen Ganglion, von dem aus ein distal zweitheiliger »Suprabranchialnerv« entspringt, so wie sich abwärts ein Nerv vor, einer hinter die Kiemenspalte (Spritzloch) biegt. Das ist bezüglich des Ramus suprabranchialis ohne alle thatsächliche Begründung<sup>1</sup> und steht im Widerspruch mit VAN WIJHE's Ermittlungen, die BEARD bestätigen zu können angiebt.

Nicht besser verhält es sich mit dem Acusticus, dem BEARD ein besonderes Kopfmetamer zutheilt. Dass dieser Nerv keine Zweige abgiebt, ist ihm ganz klar, denn da giebt es ja keine Kiemenspalte. Er steht auch nicht allein in diesem Falle, denn der R. ophthalmicus profundus, der mit seinem Ganglion nach BEARD unzweifelhaft mit dem Acusticus homolog ist, giebt auch keine Kiemenzweige ab! So wird also etwas höchst Problematisches zur Erklärung einer mindest eben so problematischen Sache. Das Dunkel soll durch die Finsternis erleuchtet werden! Aber der Nerv entspricht einem der anderen metameren Kopfnerven dadurch, dass er in eine epitheliale Verdickung übergeht. In einem gewissen Stadium soll der Nerv mit Ganglion und Sinnesorgan genau (*exactly*) dem Nerven, Ganglion und Sinnesorgane des Ciliarsegmentes korrespondiren. Es ist ja gewiss kein Zweifel daran, dass die erste Anlage des Gehörorgans als epitheliale Verdickung eine Bildung vorstellt, welche mit jenen anderen Ähnlichkeit besitzt. Aber aus dieser Ähnlichkeit der ersten Anlage folgt noch lange nicht die Homodynamie. Mag man auch annehmen, dass das Gehörorgan wahrscheinlich aus einem indifferenten Sinnesorgane des Integumentes hervorging, so folgt daraus noch nicht, dass das dieselben Organe gewesen sein müssen, wie sie BEARD als »branchiale Sinnesorgane« glaubt. Wir mussten die Folgerung: Über Kiemenspalten finden sich Sinnesorgane, also müssen überall da, wo Sinnesorgane vorkommen, auch Kiemenspalten sich darunter befinden

<sup>1</sup> Nach VAN WIJHE geht das gemeinsame Stämmchen des R. buccalis und der Portio facialis des N. ophthalmicus profundus *nicht* von der Epithelialverdickung des Facialis ab, sondern vom Stamme des Facialis selbst, dicht an seinem Abgange vom Gehirn. Jenes Stämmchen tritt zu einer verdickten Stelle der Epidermis hinter dem Auge, von wo an es erst in die Bildung der beiden genannten Zweige übergeht. Es kann also das gemeinsame Stämmchen nicht einen N. suprabranchialis im BEARD'schen Sinne vorstellen, denn dieser geht ja von der supra-branchialen Verdickung aus. Das passt nun nicht in das Schema, desshalb adaptirt BEARD das Verhältnis frischweg und lässt das Stämmchen von der supra-branchialen Verdickung entspringen, wie er es braucht! <sup>1</sup>

haben, als Trugschluss bezeichnen. Denselben Trugschluss hat BEARD auf das Gehörorgan applicirt: »Branchiale Sinnesorgane sind epitheliale Verdickungen, das Gehörorgan ist ebenfalls eine solche, also ist das Gehörorgan ein branchiales Sinnesorgan.« Er merkt dabei nicht, dass das Gehörorgan ohne den Nachweis einer dazu gehörigen Kiemenspalte doch nicht als *branchiales* Sinnesorgan aufgefasst werden kann.

Kehren wir nun zu den ontogenetischen Thatsachen zurück, so ergibt sich wiederum aus den eigenen Angaben BEARD's für die Anlage des Gehörorgans doch eine bemerkenswerthe Verschiedenheit von den sogenannten branchialen Sinnesorganen. Die epitheliale Verbindung des Acusticus liegt nicht *neben* jener des Facialis, nicht in derselben Reihe wie die übrigen, sondern mehr dorsalwärts. In der citirten schematischen Konstruktion ist das natürlich geändert, resp. »verbessert«, aber in der Wirklichkeit verhält es sich anders. In BEARD's Fig. 42, die aus verschiedenen Horizontalschnitten eines Selachier-Embryo kombinirt ist, findet man die branchialen Sinnesorgane sämmtlich im horizontalen Durchschnitte, nur die Anlage der Ohrblase nicht. Diese findet sich im Querschnitte dargestellt. Sie steht also hier im rechten Winkel zu den Durchschnitten jener anderen Gebilde. Dass die Anlage der Ohrblase auch in früheren Stadien nicht in gleichem Horizonte mit der Ektodermalverbindung anderer Kopfnerven liege, geht auch aus allen anderen Angaben hervor. Es besteht also viel eher ein Grund, in der Anlage des Gehörorgans etwas von jenen ektodermalen Verdickungen Verschiedenes zu finden, als sie für damit gleichwerthig anzusehen. Da der Acusticus bis jetzt noch niemals als selbständiger Nerv erkannt ist und die Anlage des Gehörorgans mit dem »branchialen Sinnesorgane« nur die epitheliale Nervenverbindung gemein hat, was auch für andere, der Beziehungen zu Kiemen entbehrende Nerven sich trifft, so wird man den Acusticus nicht als einen, anderen Kopfnerven gleichwerthigen Nerv gelten lassen können.

Alles zusammengefasst hat die Ontogenie für den gesammten Acustico-facialis nichts zu Tage gefördert, was an diesem Nerven eine Dimerie erkennen ließe. Den negativen Befunden darf aber auch das Fehlen einer zweiten vorderen Wurzel beigezählt werden, da ja von manchen Seiten auf diese Verhältnisse Werth gelegt wird.

### VIII. Glossopharyngeus.

Dieses ist der einzige Kopfnerv, welcher bisher nicht Gegenstand einer Kontroverse war, in so fern ihm Alle seine Beziehung zu



einem bestimmten Kopfmetamer zuerkennen. Es ist jenes, welches ventral den auf den Hyoidbogen folgenden Bogen trägt. Dass diesem Gebiete keine ventrale Wurzel zukommt, wird als Thatsache hingenommen werden müssen, welche mit VAN WIJHE auf den Mangel aus dem entsprechenden Kopfsomite hervorgehender Muskeln bezogen werden kann. Gleichwie wir aber aus den ontogenetischen Zeugnissen nicht mit Sicherheit erfahren, ob aus jenem Kopfsomite überhaupt einmal Muskulatur gebildet wurde, ist auch die mögliche Existenz jener ventralen Wurzel ungewiss, und wir sehen auch in diesem Falle die Ontogenie nur das zum Vorschein bringen, was zu definitiven Einrichtungen sich zu gestalten hat.

### IX. Vagus.

Bei diesem Nerven war ich (Nr. 15, pag. 539) durch die Vergleichung seiner einzelnen, den Kiemen zugetheilten Äste mit dem Verhalten der vorhergehenden Nerven dazu gelangt, ihn als polymer anzusehen und darauf hin auch die entsprechende Kopfregion als eine *polymere* zu beurtheilen. Die große Mehrzahl der Forscher, welche sich später mit diesem Gegenstande der Ontogenie beschäftigten, hat mir in dem Hauptpunkte zugestimmt, zumal auch im dorsalen Gebiete der Kopfregion eine Polymerie nachgewiesen ward. Durch BALFOUR, MARSHALL und VAN WIJHE sind für die Vagusregion vier Kopfsomite nachgewiesen worden. Nachdem ich aber diese scheinbar zu Gunsten meiner Deutung bestehenden Verhältnisse nicht anerkennen kann (pag. 8), gewinnt die Sache für mich eine andere Lage.

Was die Art der Genese des Vagus selbst angeht, so ergibt diese für den ersten Zustand eine Gemeinsamkeit der Anlage. Er zeigt sich nach VAN WIJHE »als ein unsegmentirter Auswuchs der« »Nervenleiste«. Erst später tritt eine Metamerie auf, und zwar bilden sich vier Vagusausläufer, von denen der letzte den Ramus intestinalis vorstellt. Bevor er sich als solcher fortsetzt, tritt er noch in Beziehungen zur letzten (sechsten) Kiementasche und lässt den betreffenden Nerven entstehen, was im Speciellen bei VAN WIJHE sehr sorgfältig dargestellt ist. Es gehen also aus der Vagusanlage vier *ventrale Äste* hervor, der letzte ist der R. intestinalis. Während diese Verhältnisse distal sich bemerkbar machen, ist proximal eine wichtige Veränderung vor sich gegangen, indem »der Vagus jetzt nicht mehr« »mit einer langen Basis, sondern mit mehreren Wurzeln, deren Zahl« schwerlich genau anzugeben ist, aus dem Gehirn entspringt. Es

sind also von Anfang an keine gesonderten Wurzeln für den Vagus da; diese kommen erst später zum Vorschein und entsprechen auch nicht der Zahl der Rami ventrales, da sie, wie es scheinen will, viel zahlreicher sind. In der Länge der gemeinsamen Anlage des Vagus tritt nach VAN WIJHE eine bemerkenswerthe Änderung durch Verkürzung ein. Die hinteren ventralen Äste des Vagus schieben sich nach vorn hin, so dass sie den drei letzten Kopfsomiten nicht mehr korrespondiren.

Wenn man nur auf das ontogenetische Verhalten sich stützt, kann man nicht sagen, dass der Vagus ein polymerer Nerv sei; seine Entwicklung bietet eine einheitliche Anlage dar, an der nur die Länge auffallen muss. Diese ist aber nur eine schwache Andeutung dafür, dass man mehr als einen einzigen Nerven in jener Anlage suchen darf. Die Ontogenie giebt also kein werthvolles Zeugnis für die Mehrtheiligkeit des Vagus ab, sie lehrt nicht mehr kennen, als man schon aus dem anatomischen Befunde erfahren hatte. Ich halte den ontogenetischen Befund des Vagus der Selachier desshalb für eine sehr wichtige Thatsache; sie ist überaus lehrreich, weil sie zeigt, dass das Maß dessen, was man von der Ontogenie erwarten darf, auch hier ein sehr eng begrenztes ist.

Von größerer Bedeutung ist die Aufklärung über die dorsalen Äste des Vagus, von denen einer selbständig vom ersten Vagusaste abgeht, indess die übrigen drei Äste ihre Rami dorsales in die Konstitution des R. lateralis übergehen lassen (VAN WIJHE). Da diese Verhältnisse, so interessant sie auch sind, unserer Aufgabe ferner liegen, habe ich hier nicht weiter auf sie einzugehen.

Was endlich die sogenannten vorderen oder unteren Wurzeln des Vagus betrifft, so sind diese von mir als Hypoglossus gedeutet worden, oder vielmehr ich hatte den Hypoglossus in unteren Wurzeln des Vagus angenommen, welcher Meinung später VAN WIJHE beigegeben hat. Ich möchte nun jene Auffassung nicht mehr aufrecht erhalten, nachdem gerade der letztgenannte Autor in seinen Untersuchungen mir die Gründe zu anderer Deutung nahe gelegt hat. Das soll beim Hypoglossus selbst erörtert werden.

Mit dem Vagus wird auch der Accessorius Willisii zu erwähnen sein. Manche scheinen die Meinung zu haben, als ob dieser Nerv für die Metamerie des Kopfes resp. des Craniums Bedeutung besäße. Der Umstand, dass er erst in den höheren Abtheilungen erscheint und wohl aus dem Vagus sich sondert (gleichviel welche funktionelle Bedeutung ihm zukommt), sollte jene Meinung von vorn herein als eine irrige erscheinen lassen.

## X. Hypoglossus.

Für diesen Nerven wird zunächst eine Orientirung darüber nöthig, was in den verschiedenen Abtheilungen dafür gehalten wird. Der hohe Werth, den manche jener Zustände für die Auffassung des Kopfskeletes, ja des ganzen Kopfes besitzen, mag ein näheres Eingehen auf die niederen Abtheilungen, bei denen gerade die größte Mannigfaltigkeit herrscht, rechtfertigen. Wenn ich dabei mit den Cyclostomen beginne, so geschieht das nicht desshalb, weil von daher eine besondere Erleuchtung der Frage käme, sondern weil durch AHLBORN von da aus an die Metamerie des Kopfes der Wirbelthiere angeknüpft worden ist.

AHLBORN vereinigt in seiner dem feineren Bau des Petromyzon-Gehirnes gewidmeten Arbeit (Nr. 1, pag. 257) Vagus und Hypoglossus in eine Gruppe und weist dem Vagus acht hintere oder dorsale Wurzeln zu, »die in jeder Beziehung den Charakter der sensiblen Spinalnerven bewahrt haben«. Eine vordere oder ventrale Wurzel des Vagus liegt nicht etwa unterhalb des Vagus, sondern distal (caudalwärts), von der letzten dorsalen Wurzel des Vagus etwa eben so weit entfernt, wie diese von der vorhergehenden. In geringerer Entfernung folgt eine stärkere vordere Wurzel, welche als jene des Hypoglossus bezeichnet wird. Dem Hypoglossus ist also hier eine Wurzel zugetheilt. In einer zweiten Arbeit (Nr. 2, pag. 305) lesen wir von zwei Wurzeln des Hypoglossus, die sich »zu einem starken Stamme« vereinigen, »welcher gleich hinter dem Vagusganglion, aber gänzlich von diesem getrennt«, »zwischen Lateralis und Pneumogastricus zur Seite zieht. AHLBORN rechnet also jetzt auch eine motorische Vaguswurzel dem Hypoglossus bei, und giebt zu, dass man bei Petromyzon die ganze motorische Hypoglossusgruppe als motorische Vaguswurzeln ansehen kann. Dieser Hypoglossusstamm empfängt noch einen Zweig von dem aus den vier ersten (dorsalen) Vaguswurzeln gebildeten Nervenstamme, und sendet alsbald außerhalb der Schädelkapsel einen dorsalen Ast ab. Dieser soll sich sogleich in drei kleinere Zweige spalten, welche schon 1826 von BORN (Nr. 9, pag. 181) beschrieben worden sind. Sie gehen zu Rückenmuskeln. In fast dem gleichen Abstand, welcher den zweiwurzigen Hypoglossus vom Vagus trennt, folgt der erste Spinalnerv, dessen dorsale Wurzel, wie auch bei den folgenden, etwas vor der vorderen (ventralen) Wurzel liegt. Aus einer vorderen Wurzel geht nach SCHNEIDER (Nr. 42, pag. 75) der Hypoglossus hervor. Er betrachtet diese mit dem Vagus zusammen in gleichem Verhalten wie die motorische und sensible Wurzel eines Spinalnerven. WIEDERSHEIM (Nr. 56, fand bei jungen *Ammocoetes* eine »aus acht Nerven bestehende Gruppe, deren einzelne Bündel vier sehr starke ventrale und eben so viele dorsale Wurzeln repräsentiren, und somit ganz im Sinne der Spinalnerven angelegt sind. Jeder Ast verlässt auch in vollständiger Übereinstimmung mit den letzteren den Spinalkanal durch eine besondere Öffnung, und alle diese Nerven zeigen überhaupt, abgesehen von der stärkeren Ausprägung ihrer ventralen Wurzeln, nur darin eine schwache Abweichung, dass sie in kürzeren Abständen von der Medulla entspringen, als die übrigen Spinalnerven«. »Diese Nervengruppe ent-



spricht dem Hypoglossus und vielleicht auch einem Theile des Accessorius der übrigen Wirbelthiere.« Von diesen Nerven findet WIEDERSHEIM bei *Ammocoetes* die vorderen (ventralen) Wurzeln und die letzte hintere (dorsale) wieder und giebt an, über das Schicksal der drei ersten dorsalen Hypoglossus-Wurzeln im Unklaren geblieben zu sein (pag. 15).

Durch AHLBORN hat die WIEDERSHEIM'sche Hypoglossusgruppe eine Umdeutung erfahren (Nr. 2, pag. 294). Die erste dorsale Wurzel rechnet AHLBORN dem Vagus bei, dessen achte Wurzel sie vorstelle (s. oben). Die letzte zählt er als sensible Wurzel zum zweiten Spinalnerven und aus der vierten unteren und dritten oberen bilde sich der erste Spinalnerv, welcher, wie auch SCHNEIDER (Nr. 43, pag. 77) dargestellt hatte, durch den ersten Knorpelbogen den Rückgratkanal verlässt. Dann bleiben noch drei ventrale Wurzeln übrig, die den Hypoglossus vorstellen, während die gleichfalls noch übrig bleibende obere (die zweite nach der WIEDERSHEIM'schen Auffassung) als selten vorkommende neunte Vaguswurzel in Anspruch genommen wird. Diese Deutung AHLBORN's führt also dahin, dass man den Hypoglossus der *Petromyzonten* aus unteren Wurzeln des Vagusgebietes sich zusammengesetzt vorzustellen hat, und dass die von WIEDERSHEIM aufgestellte Hypoglossus-Gruppe keine, zwischen Vagus und erstem Spinalnerven befindliche, aus dorsalen und ventralen Wurzeln bestehende Abtheilung von Nerven bildet.

Bei den Selachiern werden wir uns zunächst mit jenen unteren Vaguswurzeln zu beschäftigen haben, die ich früher als Wurzeln des Hypoglossus deutete. Über ihr Verhalten liegen bis jetzt nur wenige Angaben vor. STANNIUS (Nr. 23, pag. 83, hatte von ihnen angegeben, dass sie bei *Acanthias* und *Carcharias*) in den Vagus übergingen, und sich »rückichtlich ihrer Ursprungsverhältnisse ganz eben so verhielten, wie die vorderen Wurzeln der Spinalnerven«. Das distale Verhalten ward nur durch JACKSON und CLARKE bei *Echinorhinus* genau ermittelt. Diese haben hier vier solcher Wurzeln nachgewiesen (Nr. 46, pag. 97). Diese Zahl kann nicht befremden, da ich sie bei *Hexanchus* gleichfalls fand. Die Nerven verlassen das Cranium durch besondere Kanälchen. Nach den beiden genannten Autoren geht der erste Nerv, ohne Verbindung mit anderen Nerven, in einen Schultermuskel, welcher den Scapulartheil des Schultergürtels mit dem Cranium verbindet. Der zweite, dritte und vierte Nerv giebt je einen Zweig zu demselben Muskel, aber der Haupttheil der Fasern vereinigt sich mit einem von den vier ersten Spinalnerven gebildeten Nervenstrange. Dieser verläuft im Bogen nach hinten und über den R. *lateralis vagi* abwärts, sendet eine Verbindung zu einem Muskelzweige des vierten Kiemenastes des Vagus und nimmt dann noch den fünften Spinalnerven auf. Aus dem so gebildeten gemeinsamen Stamme werden theils die Muskeln der Brustflosse versorgt (durch einen äußeren Ast, theils vor dem Schultergürtel befindliche Muskeln (durch einen inneren Ast). Aus diesem hier in Kürze dargestellten peripheren Verhalten geht für unsere Aufgabe so viel hervor, dass der erste jener als untere Vaguswurzeln erscheinenden Nerven mit einem Hypoglossus bestimmt nichts zu thun hat, eben so wenig wie die Verzweigungen der folgenden drei Nerven an den Schultermuskel. Dagegen wird das Verzweigungsgebiet des Sammelstranges an ventrale Muskulatur, welche sich zu dem Kiemenbogen verbreitet, als Hypoglossusgebiet angesehen werden dürfen. Welchen Antheil aber an diesem Nervengebiete die unteren Vaguswurzeln und die Spinalnerven besitzen, ist nicht mit Sicherheit anzugeben.

Aus der relativen Mächtigkeit der in Frage kommenden Nervenwurzeln ist so viel zu ersehen, dass den Spinalnerven der Hauptantheil an der Versorgung des Hypoglossusgebietes zukommt. Daraus folgt, dass die »unteren Vaguswurzeln« den Hypoglossus schwerlich ausschließlich zusammensetzen, sondern dass dieser auch aus Spinalnerven gebildet wird.

Andere, gleiche Genauigkeit der Untersuchung kund gebende Beobachtungen fehlen über die Selachier. CUVIER behandelt sie betreffs des Hypoglossus mit den Fischen im Allgemeinen und STANNIUS (Nr. 46, pag. 123) ist der Meinung, dass bei den Fischen, und also auch bei Selachiern kein Hypoglossus vorkomme, da der als solcher angesehene Nerv oft nur aus einer vorderen und einer hinteren Wurzel sich zusammensetze, und bei manchen Teleostiern einen Ast in den Plexus brachialis entsende. Später äußert er (Nr. 47, pag. 140), dass der Hypoglossus bei den Fischen kein selbständiger Nerv sei, sondern »noch in den Elementen ihres ersten Spinalnerven enthalten ist«. Legen wir weniger Werth auf den Namen, so findet sich aber auch in der ersten Schrift von STANNIUS (Nr. 46, pag. 122) die Angabe, dass die ventrale Muskulatur zwischen Schultergürtel und Zungenbein oder ersterem und Unterkiefer bei den Haien Zweige von den Rami anteriores der beiden ersten Spinalnerven empfangen. Der dadurch gebildete Stamm kann auch noch den dritten Spinalnerven aufnehmen, und sendet auch einen Ast zur Vorderextremität. Bei Raja sind es wiederum Zweige aus dem die Extremität versorgenden Nervenstamme, welche der bewegten Muskulatur zugehen. Damit stimmen auch im Ganzen die von VETTER (Nr. 51, pag. 450 und 451) über Heptanchus und Acanthias gemachten Angaben. Der erste und zweite Spinalnerv vereinigen sich in einem gemeinsamen Stamme, der bogenförmig zu jener Muskulatur herabzieht, nachdem er einen Zweig nach hinten (wohl zur Brustflosse?) abgegeben hat. Im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse werden von VETTER auch für Chimaera angegeben (Nr. 51, pag. 452).

Verschieden von VETTER lauten die Angaben ONODI's (Nr. 33), die uns auch nach anderer Richtung interessiren. Bei Hexanchus und Heptanchus bilden drei vordere Wurzeln und die vier oberen Spinalnerven, bei Lamna cornubica eine vordere Wurzel und die acht oberen Spinalnerven, bei Scyllium catulus ein Zweig des R. intestinalis n. vagi und die fünf oberen Spinalnerven, bei Sc. canicula ein Zweig des R. intest. n. vagi und die drei oberen Spinalnerven, bei Acanthias wieder jener Vaguszweig mit den fünf oberen Spinalnerven, und bei Carcharias glaucus die elf oberen Spinalnerven »den zur Innervirung der ventralen Längsmuskulatur bestimmten Nervenstamm«. Diesen an frischem Material angestellten Untersuchungen werden wir den Vorrang einräumen. Sie geben uns jedoch nur einen Theil der Thatsachen, indem sie nicht das *gesamte* Vertheilungsgebiet jenes Nervenstammes berücksichtigen, wie es von JACKSON und CLARKE geschah. Die Übereinstimmung der Verbindung der »unteren Vaguswurzeln« mit Spinalnerven lässt jedoch vermuthen, dass das Endgebiet des Sammelstranges auch in den von ONODI beschriebenen Fällen von dem von Echinorhinus nicht wesentlich abweiche.

Aus den vorliegenden Erfahrungen über die sogenannten unteren Vaguswurzeln der Selachier geht hervor:

1) Dass sie in sehr verschiedener Anzahl vorkommen und wahrscheinlich auch individuelle Schwankungen besitzen.

2) Dass sie sich in allen Fällen mit Spinalnerven verbinden, wiederum variabel, von einem bis zu elf.

3) Dass ein aus dieser Vereinigung entstehender Nerv sich theils zur Muskulatur der Brustflosse, theils zur ventralen Längsmuskulatur vertheilt.

Bevor ich auf die Frage eingehe, ob und welche Bedeutung jene Nerven für das hier zu behandelnde Thema besitzen, wird die Gewinnung eines Urtheils über »die unteren Vaguswurzeln« zu versuchen sein. Die Bestrebungen, für die einzelnen metameren Hirnnerven auch untere Wurzeln nachzuweisen, ergaben zwar manche Resultate, diese konnten aber, wie wir oben sahen, doch nicht befriedigen, da der Besitz unterer Wurzeln nicht als etwas Unerlässliches erscheint. Dem Glossopharyngeus konnte kein Nerv als untere Wurzel zugewiesen werden. Da es erwiesen scheint, dass die metameren Kopfnerven der Selachier, obwohl als hintere Wurzeln entstehend, doch sensible wie motorische Bahnen führen, besteht auch von dieser Seite kein zwingender Grund, eine Übereinstimmung mit Spinalnerven vorauszusetzen und von daher für sie auch untere Wurzeln zu postuliren. Es ist also daher nur die Lagebeziehung zum Vagus, welche die fraglichen Nerven als untere Wurzeln desselben ansehen lässt. Das war früher auch für mich bestimmend. Aber auch diese Lage ist nicht ganz zutreffend, da sie da, wo mehrfache jener unteren Wurzeln vorkommen, mit den letzten doch hinter dem Vagus sich trifft. Schwerlich wird man nach den gegenwärtigen Erfahrungen die Lage allein als bestimmenden Faktor gelten lassen können.

Wir gehen nun an die Frage, was sind jene unteren Wurzeln? Da dürfte zuerst zu besprechen sein, ob sie homodyname Bildungen vorstellen, denn es ist auch möglich, dass sehr verschiedenartige Theile in einer gewissen Gleichartigkeit des allgemeinen Verhaltens erscheinen. Aus den Nerven selbst ist jenes Urtheil nicht zu schöpfen, wohl aber aus deren Beziehungen. Diese bieten das Übereinstimmende, dass sie zu Muskel-Derivaten der hinteren Kopfsomite gehen, so dass darauf die Homodynamie der Nerven sich stützen kann. Wenn nun jene Kopfsomite im Vagusgebiete liegen, so könnte man die Nerven doch als zum Vagus gehörig betrachten, eben so wie man den Abducens zum Facialis, den Trochlearis zum Trigemminus gehörig ansieht. So urtheilte auch VAN WIJHE. Wir haben aber von jenen Kopfsomiten bereits angegeben, dass sie wahrscheinlich phylogenetisch dem Kopfe fremd seien (pag. 5). Das wurde



auch durch das spätere Verhalten derselben erhärtet. Von Wichtigkeit ist in dieser Hinsicht, dass diese Nerven, so weit sie noch im Gebiete des Vagus verlaufen, stets *unter* demselben, und bei ihrem ferneren Wege mit ihrem Sammelstamm um den Vagus resp. dessen Äste herumtreten, um zu dem ventral gelagerten Theile ihres Endgebietes zu gelangen. Aus diesem Verlaufe ergibt sich unzweifelhaft, dass sie ursprünglich *hinter* dem Vagus folgten, und somit nicht als dem Vagus selbst zugehörig gelten können.

Die Vertheilung dieser Nerven oder von Portionen derselben findet auch nicht an die eigentliche (aus den Seitenplatten entstandene) Kiemenmuskulatur statt, sondern an solche, die durch ihre Anordnung als ursprünglich *hinter* den Kiemen befindliche Muskulatur sich beurkundet. Wenn man sich das Gebiet des Kopfes mit der letzten Kieme vom Rumpfe abgrenzt, so wird jene von hinten her nach vorn sich verbreitende Muskulatur sammt ihren Nerven nicht dem Kopfe zugehören, sondern dem Rumpfe entstammt sein. Auf alle diese Thatsachen kann sich also die Vorstellung gründen, dass jene »unteren Vaguswurzeln« erst sekundär in den Bereich des Kopfes gelangt sind.

Daraus erwächst die Frage nach ihrer metameren Bedeutung für den Kopf und zugleich auch für das Cranium. Ein vorsehnelles Urtheil möchte folgern: wenn jene Nerven metamere Gebilde sind und dem Kopfe sich anschließen, so erhält letzterer um so viel Zuwachs, als die Zahl jener Metameren beträgt, und auch dem Cranium müssen diese Metameren zufallen, da die Nerven durch das Cranium austreten. Es folgen also hinter den durch den Vagus repräsentirten Metameren noch eben so viele, als »untere Vaguswurzeln« vorkommen. Diese Folgerung halte ich in dieser Fassung nicht für richtig. Sie setzt die Metamerie als etwas Starres, Unveränderliches voraus, während wir gerade für die in Rede stehende Region das Gegentheil erfahren. Die Nerven haben sich wohl dem Kopfe angeschlossen, aber ihr Endterritorium ist nicht ein jenem der Kopfmetameren gleichwerthiges oder ein diesem nur ähnliches. Eine Metamerie ist nicht mehr vorhanden, sie ist aufgelöst. Will man jenes Gebiet dem Kopfe zurechnen, so hat man doch die nicht geringe Verschiedenheit zu übersehen, welche bei der Vergleichung mit der *primitiven Kopfmetamerie* obwaltet. Aus diesen Erwägungen wird man jenen Zuwachs von Metameren als eine Einschmelzung von solchen beurtheilen, als einen Vorgang, der wohl Metameren auflöst und das Material derselben dem ursprünglichen Meta-

merenkomplex zuführt, ohne dass dieses Material neue Metameren vorstellte. Dieser Process ist also sehr complicirt, er wird aber kaum anders aufgefasst werden können, als er eben dargestellt wurde, und verlangt in seiner Eigenthümlichkeit eine scharfe Trennung von dem *primären Aufbau* des Kopfes.

Bei den übrigen Fischen bestehen ähnliche Verhältnisse in dem besprochenen Nervengebiete. Wir wollen sie nur in der Kürze betrachten.

Bei Accipenser vereinigen sich nach STANNIUS (Nr. 46, pag. 122) zwei vordere Wurzeln zum ersten Spinalnerven, welcher sich dem Ramus ventralis des zweiten anlegt und mit ihm Fasern austauscht. Jene beiden vorderen Wurzeln entspringen »unter dem Vagus« und »besitzen einen außerordentlich langen Verlauf innerhalb der Schädelhöhle, legen auch eine ziemlich weite Strecke im Knorpelkanale des Anfangs der Wirbelsäule zurück, um dann einen Stamm zu bilden« (pag. 121). Das Endgebiet dieses Nerven ist wieder ähnlich wie bei den Selachiern.

Sehr variable Verhältnisse bieten die Teleostier bezüglich des als Hypoglossus gedeuteten Nerven. Er bildet sich nach STANNIUS bei den Physostomen (Cyprinoiden, Anguilla, Silurus) aus einer oberen (dorsalen) und unteren (ventralen) Wurzel noch innerhalb der Schädelhöhle, die er durch eine Öffnung im Occipitale laterale verlässt. Bei Barbus empfängt er noch einen Ramus recurrens vom Trigemini (BÜCHNER Nr. 10, pag. 18). Er verläuft nach Abgabe von Zweigen an das Integument des Extremitätengürtels zu der mehrfach beregten ventralen Muskulatur. Bei Cottus wird diese vom zweiten Spinalnerven versorgt. Bei anderen (Lota, Trigla, Lophius etc.) setzt sich der erste Spinalnerv aus zwei vorderen und zwei hinteren Wurzeln zusammen, und entsendet auch zwei ventrale Äste. Ein Verbindungszweig des ersten Spinalnerven, resp. dessen R. ventralis, mit dem Plexus brachialis scheint regelmäßig zu bestehen. Gadus endlich zeigt jene ersten Spinalnerven bald durch das Cranium, bald außerhalb desselben abgehend.

Bei der Vergleichung der bis jetzt aufgeführten Thatsachen treten vor Allem zwei Punkte hervor. Das ist erstlich die nicht geringe Verschiedenartigkeit des Ursprungs resp. Abganges der bezüglichen Nerven vom centralen Nervensysteme, sowie deren Zusammensetzung, zweitens die terminalen Verhältnisse. Letztere werden bei der Bestimmung, was Hypoglossus sei, Ausschlag geben. Bei Petromyzon sind es zwei oder drei untere Wurzeln, welche hinter dem Vagus folgen. Sind diese den unteren Vaguswurzeln der Selachier homolog? Die Antwort darauf ist nach meinem Dafürhalten schwerer, als man bisher geglaubt hat, denn wohl ist bei Petromyzon der betreffende Nerv zur Zungenmuskulatur verfolgt worden, nicht aber bei den Selachiern, bei denen ein Theil dieser Nerven mit dem ersten und zweiten Spinalnerven verbunden ist (Echinorhinus). Die von JACKSON und CLARKE dargestellte Verbindung mit Spinalnerven ist durch ONODI bestätigt. Wir können also weder jenen »unteren Vaguswurzeln«,

noch den damit verbundenen Spinalnerven, und noch weniger beiden zusammen die Hypoglossusbedeutung zusprechen. Es kann vielmehr nur gesagt werden, dass der *Hypoglossus* erst aus jenen Nerven sich sondert.

Das läuft auf die Ansicht von STANNIUS hinaus (s. oben pag. 63). Wir können diese heute noch bestimmter präcisiren, indem wir das Endgebiet näher betrachten. Dieses ist nicht die Zungenmuskulatur, wie bei den amnioten Wirbelthieren, sondern eine in jener Hinsicht indifferente Muskulatur, aus der bei den Amnioten zwar die Muskulatur der Zunge, aber auch viele andere Muskeln hervorgegangen sind, die nicht vom Hypoglossus innervirt werden. Auch die Muskeln der Brustflosse werden noch von jenen Nerven versorgt. Einen Nerven aber, der ein solches Endgebiet besitzt, kann man nicht einfach dem Hypoglossus vergleichen, und auf keinen Fall besteht mit ihm eine komplette Homologie.

Wir sind bis jetzt noch außer Stande, die Bedingungen einzusehen, unter denen jene indifferenten Einzelbefunde entstanden sind. Die spezielle Vergleichung entbehrt daher einer Grundlage. Nur im Allgemeinen wird der bei den Fischen bestehende Zustand jener Bahnen als ein niederer, weil indifferenter, zu gelten haben, aus welchem sich der höhere gesondert hat. Diese Sonderung würde dann an die Entfernung der Vordergliedmaßen aus der Kopfreion geknüpft sich darstellen, wie sie bei Amphibien beginnt, bei Reptilien weiter vorgeschritten vorkommt. Die Muskulatur der Vordergliedmaßen löst sich damit aus jenem Nervenkomplexe und gelangt in andere Gebiete des Spinalnervensystems<sup>1</sup>. Aus dem vordersten Abschnitt jener noch immer Verbindungen (Anastomosen) mit benachbarten Nerven beibehaltenden, also einen Plexus vorstellenden Nervenbahnen sondert sich der echte Hypoglossus, in welchen mehrere jener zum Gehirn übergetretenen Spinalnervenzurheln übergehen.

Die Amphibien, deren erster resp. zweiter Spinalnerv das noch bei Fischen vorhandene gemeinschaftliche Gebiet versorgt, besitzen jener Auffassung gemäß noch keinen selbständigen Hypoglossus. Sie bieten dem Verständnisse auch dadurch eine große Schwierigkeit, dass der die Hypoglossusbahnen enthaltende Nerv *keine* vom Gehirn kommenden und aus dem Cranium tretenden Wurheln empfängt, also wie bei manchen Teleostiern ein echter Spinalnerv ist. Mag man

<sup>1</sup> Man vergleiche über ähnliche Vorgänge die lichtvolle Arbeit M. FÜRBRINGER's zur Lehre von der Umbildung der Nervenplexus. Morphol. Jahrb. Bd. V, pag. 324.



das als einen niederen, primären, oder als einen höheren, abgeleiteten Zustand betrachten — das Eine ist für jetzt so wenig erweisbar als das Andere — man wird daraus Grund nehmen können, sich vor einer schablonenhaften Auffassung dieser so überaus complicirten Verhältnisse zu bewahren.

Die Vergleichung der Zustände der Anamnia mit jenen der *Amnioten* giebt noch mehr Grund zur Vorsicht. Wenn bei diesen der zweifellose Hypoglossus einige jener unteren Wurzeln von Spinalnerven vorstellt, so entsteht die Frage, sind das dieselben Nerven, die bei den Selachiern wie »untere Vaguswurzeln« sich darstellen, oder sind es neue, aus Spinalnerven hervorgegangene Elemente, die erst bei den Amnioten dem Kopfe sich angeschlossen haben? Im ersten Falle erhebt sich darin eine Schwierigkeit, dass an den Hypoglossuswurzeln bei Amnioten auch hintere Wurzeln beobachtet sind. Eine ältere Beobachtung von MAYER (Nr. 27), welche von A. FRORIEP (Nr. 14) erweitert wurde, weist bei Säugethieren solche mit einem Ganglion versehene Hypoglossuswurzeln nach. Wenn hier sich noch hintere (obere) Wurzeln erhalten haben, die bei Selachiern jenen fraglichen Nerven nicht zukommen, so scheint bei den Säugethieren ein älterer, bei den Selachiern ein jüngerer, weil von jenem ableitbarer Zustand vorzukommen, und das widerspricht allen Beziehungen jener Thiere. Desshalb könnte man dazu kommen, den Hypoglossus der Amnioten gar nicht jenen unteren Vaguswurzeln der Selachier für homolog zu halten, sondern etwas Neues darin zu sehen. Das bedürfte freilich erst wieder der besonderen Begründung, die jetzt noch nicht gegeben werden kann. Ich führe diese Dinge an, um ihre große Schwierigkeiten darzustellen und die Unmöglichkeit, gegenwärtig zu einer sicheren Vorstellung über die Vorgänge in der Occipitalregion des Kopfes der Wirbelthiere zu gelangen.

Wenn ich nun in der Auffassung des Hypoglossus als eines aus Spinalnerven entstandenen Nerven mich im Allgemeinen A. FRORIEP anschließe und das Verdienstvolle von dessen Untersuchungen anerkenne, so vermag ich desshalb noch nicht dessen Folgerungen für richtig zu halten. Es ist das schon im Vorhergehenden angedeutet, wird aber weiter unten noch ausführlicher begründet.

## 5. Kopfskelet.

Von den hier in Betracht kommenden Theilen behandle ich die *Chorda*, das eigentliche *Cranium* und endlich das *Visceralskelet*, bei

allen nur die Punkte hervorhebend, welche für die Metamerie von Beachtung sind.

#### a. Chorda dorsalis.

Der craniale Antheil dieses ersten und ältesten Stützorganes des Wirbelthierkörpers ist bis jetzt in allen niederen Abtheilungen ohne Betheiligung an einer Metamerie des Craniums getroffen worden. Dagegen finden sich bei den Säugethieren Chordaverbreiterungen in der Schädelbasis vor. Solche sind von KÖLLIKER (Nr. 24, pag. 459) beschrieben worden. Außer im Lig. dentis kommt sehr beständig eine Chordaverbreiterung in der Synchondrosis spheno-occipitalis vor, am beständigsten eine im Occipitale basilare; zuweilen zeigt der Occipitalknorpel auch noch mehr solche Anschwellungen, bis zu vier. Aus der Zahl dieser Anschwellungen glaubte KÖLLIKER auf die Zahl der Wirbel schließen zu dürfen. Da die Chordaverbreiterungen der Säugethiere intervertebrale Gebilde sind, so würde eine je zwischen zwei solchen Verbreiterungen befindliche Strecke einem Wirbel, resp. dessen Körper entsprechen. Ich kann diese Auffassung nicht theilen, da nirgends die Schädelbasis einmal aus diskreten Wirbeln besteht, jene an der Chorda bemerkbare Metamerie kann daher nicht so leicht auf Wirbel bezogen werden. Wenn eine solche Bildung bestände, so würde sie gewiss bei den älteren Craniumzuständen, wie bei Fischen oder Amphibien sich am ehesten bemerkbar machen. In so fern aber in den hintersten Theil des Occipitale basilare mit der Hypoglossus-Wanderung auch knorpelige Wirbelbestandtheile übergegangen sind, könnte die hinterste Anschwellung vielleicht davon sich herleiten, obwohl das Fehlen solcher Befunde in den niederen Abtheilungen dagegen spricht. Die Chordaerweiterungen selbst können übrigens auch ohne jene Bezugnahme erklärt werden, nämlich aus Wachsthumsvorgängen im umgebenden Knorpel. Wo dieses Wachsthum intensiver stattfindet, wird die Chorda mit in die Länge gezogen und eingeschnürt, während sie in den vegetativen Indifferenzpunkten, vielleicht zugleich durch Wachsthum zunehmend, Verbreiterungen vorstellen muss. Solche Wachsthumsdifferenzen könnten dann freilich wieder von supponirten Wirbeln abgeleitet werden, aber dem gegenüber möchte wieder zu betonen sein, dass wir keinen solchen Zustand kennen, dass also das die Vergleichung erst ermöglichenle Objekt uns fehlt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Auch die von KÖLLIKER entdeckte intervertebrale Bandstruktur in der

Bezüglich der Grenzstelle der Chorda im Cranium finden sich die Angaben selbst für die verschiedensten Abtheilungen in wesentlicher Übereinstimmung. Es ist die Sattellehne oder die ihr entsprechende Örtlichkeit. Man muss es daher als erwiesen betrachten, dass am Cranium zwei Abschnitte unterschieden werden können, davon der eine im Bereiche der Chorda, der andere vor diesem liegt. Da ich den ersteren im Gegensatze zum letzteren nach Analogie der Wirbelsäule phylogenetisch aus einer Summe von Metameren entstanden erkannt hatte, bezeichnete ich ihn als *vertebralen*, den anderen als *prävertebralen Abschnitt* (Nr. 19, pag. 295). Man kann diese beiden, mit ausschließlicher Bezugnahme auf die Chorda, auch als chordalen und prächordalen Abschnitt unterscheiden, wie es von KÖLLIKER geschah. Gegenüber allen Beobachtungen über das vordere Chordende ward von ALBRECHT (Nr. 3, pag. 31) die Behauptung aufgestellt, dass die Chorda auch den spheno-ethmoidalen Theil des Schädels durchziehe. Er kommt dabei zu folgendem Schlusse: Diese »einfache« »Thatsache stürzt also die ganze GEGENBAUR'sche Lehre vom prä-« »vertebralen resp. prächordalen Schädel der Wirbelthiere« (Nr. 4, pag. 726).

Nach der Abweisung, welche diese Behauptung von KÖLLIKER (Nr. 25, pag. 11) erfahren, und nach der Aufklärung, welche NEUNER über das von ALBRECHT für die Chorda ausgegebene Objekt geliefert hat, bin ich des Eingehens auf diesen Gegenstand enthoben.

## b. Cranium.

Die Ontogenese des Craniums hatte nur wenige auf die Metamerie bezügliche Fragen aufgeworfen<sup>1</sup>. Von diesen ist die wichtigste jene, welche das Verhalten der Occipitalregion betrifft.

Intersphenoidal-Verbindung, sicher ein höchst eigenthümlicher Befund, kann wohl schwerlich auf eine hier einmal bestandene Wirbelverbindung bezogen werden. Wir kennen eben keine solche an diesem Ort! — Mit Bezug auf die oben angezogenen Wachstumsdifferenzen möchte ich bemerken, dass solche auch im Knorpelcranium sicher bestehen. Eine ganz gleichmäßige Zunahme der Theile derselben kann wohl Niemand annehmen.

<sup>1</sup> Die ontogenetischen Erfahrungen über die ersten Zustände des Knorpelcraniums, wie sie von PARKER über Selachier, von eben demselben und besonders durch STÖHR auch von Salmo dargestellt wurden, bieten gerade an den kritischen Stellen, als welche die Parachordalknorpel anzusehen sind, keine Anhaltspunkte. Diese sind ungegliedert, d. h. nicht in Metameren zerlegt, wenn auch, wie STÖHR angiebt (50, pag. 90), an der Schädelbasis »mehrere, theils isolirt entstandene, theils durch Dickenunterschiede ausgezeichnete Ab-



Die Anlage dieses hintersten Abschnittes des Craniums hatte bereits VOGT bei Alytes (Nr. 54, pag. 100) als Wirbel gedeutet. In neuerer Zeit fand STÖHR (Nr. 45 bei urodelen Amphibien (Triton) Ähnliches und indem er solches auch für Rana erkannte, folgert er, dass dieses ein Wirbel sei, welcher sich dem Cranium anschließe. »Dieser gehört in einer gewissen Epoche der Entwicklungsgeschichte« »gar nicht dem Schädel, sondern der Wirbelsäule an.« Weiterhin heißt es: »der Schädel ist in stetem caudalen Vorrücken be-« »griffen« (Nr. 49, pag. 99). Ich kann mit dieser Betrachtungsweise nicht übereinstimmen. Was den »Occipitalwirbel« betrifft, so ist dieser, wie immer auch wirbelähnlich, doch nichts Anderes als der erste Zustand der Occipitalregion des Craniums selbst. Wegen des Defektes an den Parachordalia erscheint jene isolirt, wenigstens eine Zeit lang, und hat dann größere Wirbelähnlichkeit, als beim Bestehen von Parachordalien sich ergäbe. *Es ist also ein Reduktionszustand im Knorpelcranium der Amphibien*, der die Occipitalregion wirbelähnlich gestaltet, und der auch an anderen Stellen, wie am Schädel-dache, sich ausdrückt. Dass ein solcher Zustand vorliegt, ergibt die Vergleichung mit Selachiern, wo kein solches Wirbelgebilde er-

schnitte unterschieden werden können. STÖHR selbst scheint in diesen paarigen Bildungen keine Wirbeläquivalente zu sehen, spricht sich wenigstens nicht in dieser Richtung aus. Die prächordalen Knorpeltheile sind für unsere Frage untergeordnet, aus wie vielen einzelnen Knorpeln sie sich auch zusammensetzen mögen. Das möchte ich eben so auf die Amphibien anwenden. Denn es ist doch wohl unbestritten, dass der chordale Schädelabschnitt einen älteren Theil des Kopfes vorstellt, als der prächordale. Wenn es daher bei Amphibien in letzterer Region früher zur Knorpeldifferenzirung kommt, so ist darin nur ein cänogenetischer Vorgang zu erkennen. Bezüglich der ersten Anlage des Knorpelcraniums sei mir noch eine Bemerkung gestattet. Für den Gang der Knorpelentwicklung und die Örtlichkeiten, an denen diese erscheint, ist die Umgebung von größter Wichtigkeit. Die Stellen, an denen Knorpel sich bildet, sind, im Großen und Ganzen betrachtet, Lücken zwischen anderen Organen. Das ist am klarsten bei Selachiern erkennbar, wie ich hier nur andeuten kann. Dass die basalen Bildungen darin voranstehen, ist selbstverständlich. Hier beginnt das Cranium seine Anlage. Der Knorpel erscheint als ein Lücken erfüllendes Gewebe. Deshalb wird der Knorpel da früher auftreten, wo solche Lücken beträchtlicher sind. Auch das Auftreten von Knorpel an verschiedenen Punkten findet darin seine Erklärung. Indem somit Anpassungsmomente sich erkennen lassen, hat man noch die Causalmomente zu suchen, welche außerhalb des Knorpelcraniums liegen. Zur Aufklärung der Verschiedenheiten, welche die Anlage des Knorpelcraniums der Amphibien und von Salmo bietet, hat STÖHR bereits einen Versuch in jener Hinsicht gemacht. Es bedürfte aber zur völligen Erreichung des Zieles eines tieferen Eingehens in jene äußeren Bedingungen.

scheint. Diesen aus einer defekten Ausbildung des Prä-mordial-craniums entsprungenen Befund hat STÖHR für einen primitiven gehalten, und daraus auf den Schädel der Wirbelthiere Schlüsse gezogen, die nicht richtig sind, weil die Prämissen irrige waren.

Auch noch von anderer Seite ergeben sich gegen die Annahme STÖHR's große Bedenken. Wenn der fragliche Skeletttheil ein bei den Amphibien sich dem Cranium angliedernder Wirbel wäre, so würde doch, nachdem *durch* den fraglichen Wirbel der Vagus nicht austritt — es wird wenigstens nichts Derartiges erwähnt —, dieser Nerv *vor* jenem Wirbel austreten müssen, zwischen dem letzteren und dem eigentlichen Cranium im Sinne STÖHR's. Dann würde das Primordialcranium der Amphibien weit unter jenem der Selachier stehen. Man käme so zu der Vorstellung, dass in jener Hinsicht die niederste Schädelbildung vorläge, während doch alles Andere eine gegentheilige Meinung erzeugt. Die objektive Vergleichung lehrt uns gerade an der eigentlichen Schädelkapsel der Amphibien Reduktionen kennen, und zu diesen gehört auch jene, welche oben besprochen ward.

Während wir bei den Amphibien eine ontogenetische Angliederung von Wirbeln an das Cranium als nicht nachgewiesen beurtheilen, begegnen wir einer Konkrescenz von Wirbeln mit dem Cranium bei Fischen in großer Verbreitung. Über diese aus sehr verschiedenartigen Quellen stammenden und auch unter sich sehr differenten Befunde habe ich mich an einem anderen Orte ausführlicher geäußert und habe hier nur hervorzuheben, dass sie sämmtlich dem ersten Aufbau des Craniums gänzlich fremde Zustände sind. Sie setzen alle das bereits gebildete Cranium voraus, an dessen ersten Aufbau, wie ihn STÖHR (Nr. 50) vom Lachse darstellt, einzelne Wirbel nicht nachgewiesen sind. STÖHR kommt in dieser Arbeit auch nicht mehr auf seine für den Amphibienschädel geäußerte Meinung bezüglich des »Occipitalwirbels« zurück, während man doch annehmen sollte, dass dieser Schädeltheil, wenn er bei den Amphibien einen Wirbel vorstellt, auch bei Fischen ein solcher sein müsste.

Bis in die Vagusregion des Schädels ist also kein Wirbelaufbau nachweisbar. Was fernerhin sich noch anschließt, ist ontogenetisch noch festzustellen. Nach den von ROSENBERG im Nachtrage zu seiner ersten größeren Arbeit (Nr. 39) gemachten Angaben (Nr. 40) scheint allerdings bei Haien noch ein Zuwachs zum Cranium sich darzustellen, doch dürften darüber noch genauere Mittheilungen abzuwarten sein.

Für die amnioten Wirbelthiere ist kein Übergang von differenzirten Wirbeln in das Cranium beobachtet, vielmehr erfolgt die Knorpelanlage desselben in kontinuierlicher Art. Aber in früheren Zuständen, vor der Knorpelsonderung, scheinen Wirbelanlagen der Anlage des Craniums hinzuzukommen. A. FRORIEP hat das Verdienst, diese Frage angeregt zu haben; er giebt beim Hühnchen (Nr. 15, pag. 184 und 226) zwischen Vagus und erstem Cervicalnerven vier Muskelplatten an, »welche von hinten nach vorn an Größe abnehmen. Es wären also hier vier Urwirbel angelegt, welche in den Aufbau des Kopfes eingehen«. Da nach FRORIEP's Angaben nur den beiden hinteren Urwirbeln Nerven entsprechen, wird man die Frage aufwerfen müssen, ob jene beiden vorderen »Urwirbel« überhaupt dem Rumpfe oder nicht vielmehr schon dem Kopfe angehörten, also einer Region, in welcher keine Metamerie später mehr zum Ausdrucke gelangt. Diese beiden Muskelplatten sind in späteren Stadien verschwunden. Was die beiden anderen Urwirbel betrifft, so sieht FRORIEP die ihnen zugehörigen Nerven für die beiden Wurzeln des Hypoglossus an. Mit den beiden ersten Spinalnerven haben sie das gemeinsam, dass sie keine hinteren Wurzeln aufnehmen und somit auch der Ganglien entbehren. Wenn diese Angaben richtig sind, so folgt daraus betreffs der dem Hypoglossus zugehörigen beiden Muskelplatten etwas höchst Eigenthümliches. Diese Muskelplatten »zeigen sogar eine progressive Entwicklung, eine Ausbreitung in dorsaler Richtung, die zur Entstehung eines supraoccipitalen Theiles und zugehöriger Nackenmuskulatur hinzufügen scheint« (pag. 193). Jedenfalls wird hier die Entstehung von Muskeln aus diesen Muskelplatten der beiden Hypoglossus-Metamere statuirt und die beiden Hypoglossus-Wurzeln haben gar keine Beziehung zu jenen Muskeln. Die Nerven gelangen in den Occipitaltheil des Craniums. Die Muskeln derselben Metameren bleiben außen zurück. Da es auf dem Schädeldache der Vögel keine Muskeln giebt, können, wie auch FRORIEP annimmt, nur Nackenmuskeln in Frage kommen. Diese werden aber von Cervicalnerven innervirt! Es bestünde hier der merkwürdige Fall, dass zwei Myomeren nicht von dem Nerven des betreffenden Metamers versorgt, sondern dem dahinter befindlichen Nervengebiete zugetheilt würden. Die Muskelplatten müssten auch ihre Lage verändern, worüber FRORIEP keine Angabe macht. Diese Verhältnisse sind sehr der weiteren Aufklärung bedürftig; bis dahin wird man das Urtheil über die Tragweite der FRORIEP'schen Angaben zurückhalten müssen. Es fehlt vor Allem die Sicherstellung der beiden »präcervicalen« Nerven



FRORIEP's als Hypoglossus und dann der Nachweis über das Schicksal der bezüglichen Muskelplatten.

Für die Säugethiere wurde gleichfalls von FRORIEP ein Anschluss von Wirbeln ans Cranium auf Grund von Untersuchungen dargestellt, die uns erst eine vorläufige Mittheilung (Nr. 14, pag. 294 Anm.), dann eine genauere Ausführung (Nr. 17) kennen lehrte. Aus dem Verhalten des Hypoglossus folgert FRORIEP, dass am Cranium ein »spinaler Abschnitt« bestehe, dessen vordere Grenze gegen den übrigen Schädel, den er »cerebralen oder pseudovertebralen Abschnitt« nennt, durch die Austrittsöffnung des Vago-Accessorius bestimmt sei (Nr. 14, pag. 300).

So gewiss man zugeben muss, dass, den Untersuchungen FRORIEP's zufolge, Spinalnerven, den Hypoglossus bildend, dem Cranium sich angeschlossen haben, resp. von ihm umschlossen werden, so wenig richtig ist jene Definition eines »vertebralen Schädelabschnittes«. FRORIEP hat dabei nicht bedacht, dass bei seiner vorderen Grenzbestimmung der Vago-Accessorius durch das Hinterhauptsloch austreten müsste, in allen jenen Fällen, bei denen jener Anschluss des Hypoglossus nicht erfolgt. Nun besteht aber in solchen Cranien, von denen ich nur das der Amphibien anführen will, noch eine ziemliche Strecke des Occipitale laterale zwischen Vagus-Austritt und Hinterhauptsloch, die auch nach FRORIEP nicht als vertebraler Abschnitt gelten kann. Also »bezeichnet die Austrittsöffnung des Vago-Accessorius« *nicht* die vordere Grenze eines »vertebralen Abschnittes«.

Will man, auf den Hypoglossus gestützt, am Cranium den Theil bezeichnen, der durch die Aufnahme jenes Nerven einen Zuwachs des Craniums repräsentirt, so kann es nur der *hinter* den Austrittsstellen des Hypoglossus gelegene Theil des Occipitale sein. Dieser »vertebrale Abschnitt« dürfte nirgends sehr imponirend ausfallen! Ob es desshalb, weil eine solche Strecke unterschieden werden kann, zweckmäßig ist, am ganzen übrigen Schädel, wie FRORIEP vorschlägt, nicht wieder gewisse Abschnitte zu unterscheiden, sondern einfach ihn als cerebralen jenem gegenüber zu stellen, lasse ich hier außer Diskussion. Die auch von FRORIEP nicht in Abrede gestellte Thatsache, dass die vorderste Schädelregion nicht mehr von der Chorda dorsalis durchsetzt wird, dass sie ferner ein späteres Gebilde ist, als die hintere, sowie das Bedürfnis einer Verwerthung solcher Verhältnisse zur Unterscheidung von ferneren Abschnitten begründet jene Unterscheidung zur Genüge. Der Nachweis, dass

dem Cranium noch etwas sich anfügt, hat das differente Verhalten jener beiden Abschnitte des immer prävalirenden übrigen Craniums nicht, wie FRORIEP zu glauben scheint, gegenstandslos gemacht.

In dem zweiten Artikel (Nr. 17) wird bei Rindsembryonen der Anschluss von vier Metameren an den Kopf dargestellt. Sie gehören dem Hypoglossusgebiet an. Nur das letzte entwickelt sich zu einem selbständigen Wirbel, den FRORIEP Occipitalwirbel heißt, die anderen werden »eingeschmolzen«. »Die Anlage des Occipitalwirbels stimmt in allem Wesentlichen mit der Halswirbelanlage vollkommen überein« (pag. 153). »Der caudalwärts sich anschließende Abschnitt dagegen zeigt sich schon im primitiven Zustande zu einem einheitlichen Skeletabschnitt verschmolzen«. Betrachten wir diese, einen selbständigen »Occipitalwirbel« aufstellenden Angaben etwas näher. So lange die Wirbelanlagen nur durch Mesodermgewebe dargestellt sind, wird die Anlage des Occipitalwirbels nur durch eine ganz schmale und etwas hellere Gewebszone von dem vor ihm befindlichen einheitlichen Skeletabschnitt abgegrenzt (l. c. Fig. III 1). Wenn man zu den Befunden der Wirbelanlagen auch die *Abstände* der Anlagen von einander in Betracht nimmt, so liegt hier etwas Besonderes, von den Anlagen der Halswirbel Verschiedenes vor. Es ist doch nichts so Unwesentliches, ob ein als Wirbelanlage gedeuteter Theil sich ganz dicht an einem anderen, nicht mehr einzelne Wirbel vorstellenden vorfindet, oder ob er in der gleichen Entfernung, wie die anderen Wirbel von einander angelegt sind, sich trifft. Wenn nun aber wirklich in der Gestaltung und Beziehung jener Mesodermal-Anlage etwas Selbständiges sich ausspricht, so ist dieses Gebilde doch nur als bereits der Craniumanlage angeschlossen anzusehen, nicht als ein Wirbel, der noch nicht zum Cranium gehört. Das geht aus der Entstehung der Knorpelanlage hervor. Diese bildet sich nicht selbständig für den Occipitalwirbel aus, und selbständig für den vor ihm liegenden Abschnitt, sondern geht auf diesen kontinuierlich über. Der knorpelige Occipitalwirbel hat also keine präcise vordere Abgrenzung, sondern fließt geweblich mit dem perichordalen Basalknorpel zusammen. Diese Einheit wird auch durch eine eingeschnürte Stelle nicht aufgehoben, welche den Occipitalwirbel oberflächlich zu trennen scheint (vgl. l. c. Fig. VI 1, Fig. VII 1). Wie man immer diese Bildung auch wirbelähnlich finden mag, so wird man doch zugeben müssen, dass sie schon von ihrer Anlage an dem Kopfe angehört, und dass nicht ein bereits knorpelig gesonderter selbständiger Wirbel sich dem Cranium anschließt. Dabei bleibt die Beobachtung Fro-

RIEP's von dem Übergange von vier Metameren in den Kopf immer noch wichtig genug.

Welche Bedeutung kommt nun diesem Übergang von metameren Körperabschnitten oder Urwirbeln in die Anlage des Kopfes in Bezug auf die Auffassung des Craniums zu? Zur Beantwortung dieser Frage hat man sich vor Allem zu vergegenwärtigen, dass hier ein außerordentlich complicirter Process zu bestehen scheint. Aus der Schilderung FRORIEP's vom Hühnchen geht hervor, dass nicht ein paar Urwirbel, mit Sack und Pack möchte man sagen, vom Rumpfe her ins Cranium treten. Wenn jene Beobachtungen richtig sind, so bleiben die Muskelplatten am Rumpfe zurück. Was bei Säugethieren aus den gleichfalls vorhandenen, nach vorn zu an Volum abnehmenden Muskelplatten wird, wird nicht angegeben. Dadurch, dass also nicht die ganzen Urwirbel übertreten, wird die Schärfe der Aufstellung eines vertebralen Theiles des Craniums etwas gemildert. Man wird dann auch fragen dürfen, ob mit jenen Muskelplatten nicht auch anderes Gewebe noch zurückbleibt, und ob nicht am Ende nur die Nerven, der Hypoglossus, im Cranium Aufnahme finden? Jene drei Nerven entspringen nicht vom Rückenmarke, sondern vom verlängerten Marke, es muss also mit jenem Vorgange auch eine Lageveränderung des Ursprunges der Nerven Hand in Hand gehen, oder eine Strecke des Rückenmarks sich in verlängertes Mark umgebildet und damit dem Gehirn angeschlossen haben. Man sieht, es können durchaus keine so einfachen Vorgänge sein, die man mit den Worten: es schließen sich Urwirbel dem Cranium an, erledigt.

Nehmen wir aber auch an, die Sache sei einfacher, als sie uns jetzt scheinen muss, ist dadurch ein Punkt in der Phylognese des Craniums heller geworden? Das wäre zu bejahen, wenn ein solcher Vorgang auch am übrigen Cranium bestände. Dieses ist aber nicht der Fall. Im Aufbau des Craniums giebt sich *nichts* zu erkennen, was einen *successiven* Anschluss von Metameren, die vorher dem Rumpfe angehörten, annehmen ließe. Deshalb ist jener *sekundäre* Vorgang nicht auf die Craniogenese selbst zu beziehen.

Darin liegt ein Irrthum FRORIEP's, dass er die von ihm aufgedeckten Thatsachen für die Phylognese des Craniums verworthe und sie meiner Darstellung entgegenhielt, welche das Cranium in seinem *primitiveren* Zustande auffasste. Ein zweiter Irrthum findet sich in der Meinung, dass das Cranium durch den Anschluss von Metameren an den Kopf einen solchen Zuwachs empfinde, dass es eine neue Region ausbilde. Die Vergleichung des Säugethiercraniums mit jenem



der Amphibien oder Fische zeigt hier den gleichen occipitalen Abschnitt vorhanden, mag nun entweder kein Spinalnerv dem Kopfe sich angeschlossen haben, wie bei den Amphibien und manchen Teleostiern, oder mag ein solcher Anschluss bestehen, wie bei vielen Teleostiern und den Ganoiden. Im höchsten Falle handelt es sich hier um eine schmale Knochenspange, die dem Cranium resp. dessen Occipitale laterale aus jenem Processe als Gewinnantheil zufällt. Eine solche Knochenbrücke *hinter* dem Hypoglossusdurchlasse ist das Einzige, was bei den Säugethieren als Zuwachs gelten kann.

Da der Kopf der eranioten Wirbelthiere, wie gerade aus den neueren Untersuchungen von BALFOUR, M. MARSHALL und VAN WIJHE hervorgeht, im Verhalten seiner Nerven und auch in anderen Dingen andere Verhältnisse als der Rumpf darbietet, ist die Annahme, dass der Kopf aus dem Rumpfe, das Cranium aus dem Rumpfskelet sich nach und nach gesondert habe, unhaltbar geworden. Diese Vorstellung hätte nur Grund, wenn wir Zustände könnten, in welchen der Kopf, und damit Hand in Hand auch das Cranium, noch nicht jene Bestandtheile besäßen, die ihnen bei allen Cranioten zukommen. Solche Zustände kennen wir nicht, wohl aber besteht bei den Acraniern eine ganze Körperregion, welche dem Kopfe der Cranioten entspricht. Die Vergleichung mit Amphioxus lässt den Gedanken an einen successiven Aufbau des Kopfes der Cranioten aus Rumpfmetameren, und des Craniums aus Wirbeln, die einmal Rumpfwirbel gewesen wären, nicht aufkommen, und Alle jene, welche dem successiven Übergange von Wirbeln ins Cranium das Wort reden, haben Amphioxus nicht mit in Rechnung gebracht.

Indem ich das Cranium in seiner primitiven, mit dem Vagus als letzten Hirnnerven abschließenden Form, als nicht durch allmähliche Wirbelaufnahme hervorgegangen betrachten muss, bildet mir der mehrgenannte sekundäre Wirbelanschluss dazu einen Gegensatz. Dieser Process zeigt nur in geringfügigem Maße einen modificirenden Einfluss und schafft so wenig einen den Namen »vertebraler Abschnitt« des Craniums verdienenden Theil, als der auf die Medulla oblongata überwandernde Hypoglossus einen spinalen Abschnitt des Gehirns erzeugt.

### c. Kiemenbogen.

Der Begriff »Kiemenbogen« ist durch die Beziehung zu Kiemen resp. zu den die Kiemen tragenden Spalten bedingt, die durch Bogen von einander getrennt werden. Außer denjenigen, welche thatsäch-

lich als solche sich ergeben, ward in neuester Zeit eine Fülle von Kiemenspalten aufgestellt, die wir oben (pag. 9 ff.) schon besprochen haben. Wie sie in Bezug auf Kiemen das Gemeinsame hatten, dass solche für sie unerweisbar sind, so besitzen sie auch den Mangel der Beziehung zu Kiemenbogen als gemeinschaftliche Besonderheit. Diese gestattet mir, die Frage nach den Bogen nicht existirender Kiemenspalten hier übergehen zu dürfen<sup>1</sup>. Zu realeren Objekten übergehend, theile ich die zu behandelnden Gebilde in solche, welche als Kiemenbogen problematisch sind, und andere, welche in ihrer Auffassung eine Divergenz der Meinungen ergaben. Beide sind für die Metamerie des Kopfes von Belang.

Zu den zweifelhaften Kiemenbogen gehören zwar kaum mehr die *vorderen Schädelbalken*, welche W. K. PARKER als »Kiemenbogen« aufgeführt hatte. Sie galten aber als eine Entdeckung und spielten eine Zeit lang eine Rolle, die nur begreiflich ist, wenn man weiß, wie das Neue von der Prüfung leicht dispensirt wird, sobald es die im Schwange befindlichen Vorstellungskreise zu erweitern oder zu ergänzen den Schein bietet. Von allen Anforderungen an einen Kiemenbogen als Skeletgebilde war für jene Trabekel nichts erfüllt, als dass sie am Kopfe liegen und aus Knorpel bestehen. Dass sie unter Umständen mit der Kopfkrümmung sich gleichfalls gekrümmt zeigten, konnte bei Ausübung einiger Kritik schon von vorn herein nicht als ein den Kiemenbogen vergleichbarer Verlauf gelten, da jene Krümmung einfach der Kopfbeuge entspricht und, wie die Trabekeln, axialen Theilen angehört<sup>2</sup>.

Mehr problematische Gebilde sind die *Labialknorpel* der Selachier. Als solche werden seit CUVIER zwei in der Umgrenzung des Mundeinganges, den Kiefern angelagerte Knorpelstücke bezeichnet, davon das hintere, entsprechend der Gliederung des Kieferbogens, in einen oberen und einen unteren Abschnitt gesondert ist. Während für diese Knorpelstücke die Beziehung eine konstante bleibt, muss es im höchsten Grade befremden, dass W. K. PARKER auch noch anderen

---

<sup>1</sup> Dass ich eine, die knorpeligen Kiemenbogen der Wirbelthiere von dem Knorpelgerüste der Kopfkien der Anneliden ableitende Publikation in den »Mittheilungen der Zoologischen Station zu Neapel« (Bd. V) hier nicht berücksichtige, wird mir Niemand, der jene Deduktionen gelesen hat, übel nehmen. Auch die Berücksichtigung der Litteratur hat ihre Grenzen!

<sup>2</sup> An die Stelle der Bedeutung als Visceralbogen trat die Meinung: »that the trabeculae are a pair of down-bended neural arches« (Nr. 38, pag. 337) was aus dem oben angeführten Grunde eben so unrichtig ist.

Knorpeltheilen die Bezeichnung Labialknorpel beilegt Nr. 37). Das sind die *Nasalknorpel* der Selachier. Diese haben ursprünglich mit den Lippen gar nichts zu thun und liegen bei den Haien in großer Entfernung vom Munde. Sie sind von mir (Nr. 19, pag. 97 ff.) beschrieben und beurtheilt worden. Sie stehen mit dem Primordialcranium resp. der knorpeligen Nasenkapsel an mehreren Stellen in direktem Zusammenhange und sind wohl nur Differenzirungen der letzteren. Wenn sie auch selbständige Bildungen wären, dürfte man sie doch nicht mit den Labialknorpeln zusammenwerfen, selbst nicht auf Grund näherer Beziehungen, die sie bei den Rochen mit der Ausbildung der Nasolabialrinne *sekundär* gewinnen. Denn ihr Ausgangsort ist eine andere Körperregion, die, wie das ganze Rostrum der Haie, sich als dorsale erweist, während die Lippenknorpel, als dem Visceralskelet zugehörig, ventrale Gebilde vorstellen. Dass durch Konfundirung *aller* vor der Mundöffnung gelegenen Knorpelstücke in den einen Begriff der »Lippenknorpel« für dessen Klarheit etwas gewonnen wird, dürfte schwer zu behaupten sein. PARKER betrachtet sie alle als Visceralbogen, *visceral bars*, und vergleicht sie damit den Kiemenbogen, was wir, nachdem oben die totale Verschiedenheit betont ward, nicht ausführlich widerlegen wollen. Hat doch er selbst es nicht für nöthig gefunden, seine Behauptung des Näheren zu begründen!

Durch ihre ursprüngliche Beziehung schließen sich also die Nasenknorpel streng von den Lippenknorpeln ab, und bleiben eine besondere Einrichtung. Wie Jene, welche die Nasengrube als Kiemenspalte sich denken, die »Nasenknorpel« als »Kiemenbogen« sich vorstellen, ist mir durchaus unklar. Ich bin desshalb außer Stande, mehr darüber zu äußern als oben (pag. 9 ff.) und vorhin geschehen ist. Für die Lippenknorpel besteht dagegen ein ganz bestimmtes Recht, sie dem Visceralskelet zuzurechnen. Durch ihren unmittelbaren Anschluss an das übrige Visceralskelet, sowie durch die an dem zweiten Knorpel bestehende Ähnlichkeit mit dem Kieferbogen, ist eine Vergleichung mit Visceralbogen nahe gelegt. Ich hatte daher den zweiten oberen und den damit verbundenen unteren Knorpel als »Labialbogen« bezeichnet. Während ich aber früher (Nr. 18 diese Theile den Kiemenbogen als homolog betrachtete, bin ich später (Nr. 19, pag. 230) zu einer etwas anderen Auffassung gelangt. Ich ließ »die« »Frage offen, ob er wie die anderen, gleichfalls als ursprünglich »respiratorischer Bogen zu betrachten sei«. Ich denke mir, so steht es auch heute noch, denn es liegen durchaus keine Erfahrungen dar-



über vor, dass Kiemen einmal Beziehungen zu diesem Skeletttheile besessen hätten. Andererseits ist aber auch nicht leicht zu beweisen, dass hier eine unwesentliche Bildung gegeben sei, da die allgemeine Verbreitung unter den Selachiern doch wohl des tieferen Grundes nicht entbehren wird!

Wenn man über die Natur der Labialknorpel Zweifel hegen kann, so ist dieses nach meinem Dafürhalten minder der Fall mit dem dahinter folgenden Visceralskelet. Dass vom Kieferbogen an bis zum letzten Kiemenbogen Alles zum Visceralskelet gehört, ist wohl außer Frage. Ich habe versucht, die einzelnen Abschnitte dieses Visceralskeletes durch Vergleichung verständlicher zu machen, und auch jene Theile als Kiemenbogen erklärt, welche diese Funktion ganz oder theilweise aufgegeben haben. Gegen meine Deutung hat sich von einigen Seiten her Widerspruch erhoben, welcher den ersten und den zweiten jener Bogen — die übrigen sind nicht fraglich — betrifft.

Durch VAN WIJHE (Nr. 58, pag. 110) wurden die ersten auf anatomische Thatsachen sich stützen sollenden Einwände vorgebracht. Er geht von dem Ramus mandibularis des Facialis aus, der »deutlich nicht zum Hyoid gehöre, sondern zu einem davor befindlichen Visceralbogen«. Dass dieser Nerv ein Ramus anterior (praetrematicus) sei, wenn man den Ramus hyoideus als Ramus posterior (post-trematicus) betrachte, würde erwiesen, wenn »er längs der Vorder-« »seite einer Kiemenspalte verläuft, und dies ist nicht der Fall, weil« »das Spritzloch sich vor ihm befindet«. Daraus leitet VAN WIJHE zwei Möglichkeiten ab: »entweder ist der Ramus mandibularis doch« »ein Ramus anterior, und die Kiemenspalte, vor welcher er sich be-« »findet, ist abortirt, oder dies ist nicht der Fall und der Nerv ist« »ein sekundärer Auswuchs«. Konstatiren wir, dass VAN WIJHE damit nur eine Frage aufgeworfen hat, und dass er aus jenem Nervenverhalten die einstige Existenz einer Kiemenspalte hinter jenem Nerven nur *vermuthet*, weil der Nerv nicht auf dem Hyoid weiter verläuft, dass er dagegen die Möglichkeit zugiebt, es liege darin ein nur sekundäres Verhalten. Wir dürfen auch bemerken, dass er bei einer Prüfung jenes Ramus mandibularis bei einem Hai gar nicht zu jener Frage gekommen wäre, sondern den Ramus mandibularis für einen auf die Unterkieferregion übergetretenen sensiblen Facialisweig, also für einen »sekundären Auswuchs« des Ramus hyoideus, wie er es nennt, würde erklärt haben.

Sehen wir nun, wie VAN WIJHE die von ihm aufgestellte Alter-

native weiter behandelt. Nachdem er auf meine Darstellung der Metamorphose des Hyoidbogens der Fische übergegangen ist, spricht er sich darüber folgendermaßen aus: »Von den Formveränderungen, «  
 »welche ein Organ bei einer Thiergruppe erfahren hat, kann man auf «  
 »vergleichend-anatomischem Wege eine Formenreihe aufstellen, Ge- «  
 »wissheit aber, dass die Reihe, und hauptsächlich auch ihre Richtung «  
 »gut ist, hat man nicht, ehe die vergleichende Entwicklungsgeschichte «  
 »ein übereinstimmendes Resultat gewährt.« Dieser Satz ist etwas unklar. Wenn in ihm gesagt werden sollte, dass die Entwicklungsgeschichte für die vergleichende Anatomie einen Prüfstein abgäbe, so kann ich mich diesem nur anschließen, aber mit der Erweiterung, dass die vergleichende Anatomie der Entwicklungsgeschichte den gleichen Dienst zu leisten hat. Der Beweis hierfür wird sogleich geliefert werden. VAN WILHE führt, auf PARKER's Untersuchungen an Lachsembryonen (Nr. 34) gestützt, des Weiteren aus, dass das Hyoid, d. h. der ventrale Theil meines Hyoidbogens, ursprünglich direkt zum Cranium hinaufreiche und erst »später längs dem Hinterrande des Hyomandibulare« herabricke, so dass also an der Stelle des von mir einheitlich dargestellten Hyoidbogens *zwei Bogen* beständen, einer durch das Hyomandibulare, der andere durch das eigentliche Hyoid gegeben. Eine zwischen beiden befindliche Kiemenspalte soll dann nicht mehr zur Entwicklung kommen. »An ein Entstehen des Symplecticums als Auswuchs des »Zungenbeinbogens « kann hierbei schwerlich gedacht werden.«

Für diese seine Meinung findet VAN WILHE eine fernere Stütze in den Angaben PARKER's von Rochen. Die Rochen sollen »in ihrem «  
 »Zungenbeinbogen nicht einen höheren, sondern einen niedrigeren Zu- «  
 »stand als die Teleostier darbieten, und die Richtung in der Reihe «  
 »von den Teleostiern zu den Ganoiden ist der von GEGENBAUR vor- «  
 »geschlagenen gerade entgegengesetzt.«

Die VAN WILHE'sche Argumentation hat also ihre wesentliche Stütze beim Lachs und bei den Rochen, die wieder auf den Lachs sich stützen sollen. Vom Lachs sagt aber STÖHR (Nr. 50, pag. 92) Folgendes aus: »Hinsichtlich der von mir am Visceralskelet gemach- «  
 »ten Beobachtungen sind besonders die den Hyoidbogen betreffenden «  
 »bemerkenswerth, weil diese die GEGENBAUR's Hypothese gefähr- «  
 »denden Angaben PARKER's nicht nur nicht bestätigen, sondern umge- «  
 »kehrt einen Beitrag zur Stütze dieser Hypothese liefern.«

Was nun die Rochen betrifft, so beweisen die bezüglichen Untersuchungen PARKER's nichts weiter, als dass der definitive Zustand,

wie ich ihn dargestellt habe, sehr frühzeitig schon sich ausprägt. Obwohl ich gute Gründe habe, die Mittheilungen PARKER's, schon wegen der den heutigen Anforderungen nicht entsprechenden Untersuchungsmethoden, für alle früheren Stadien für ganz unzuverlässig zu halten, so will ich doch seine Angaben gelten lassen. Ist denn nun mit jener Darstellung erwiesen, dass die Rochen den niedersten Zustand der Selachier vorstellen? VAN WIJHE scheint das zu glauben, und nach seiner Auffassung würden die Haie den höheren, den differenzirteren Zustand repräsentiren, und die Notidaniden, bei denen der ganze Hyoidbogen am einfachsten ist, trügen darin den Ausdruck der höchsten Differenzirung! VAN WIJHE scheint gar nicht bemerkt zu haben, in welch große Widersprüche er sich verwickelt hat. Oder hält er das Einfachere und damit Indifferentere für das Höhere, also das Verhalten des Hyoidbogens der Notidaniden aus jenem des Rochen entstanden?

Noch bedenklicher wird VAN WIJHE's Lage gegenüber den Angaben desselben PARKER über die Haie. Bei diesen wird von Letzterem der früheste Zustand des Visceralskelets in der Hauptsache genau so dargestellt, wie ich ihn auf vergleichend-anatomischem Wege erschlossen hatte; das Hyomandibulare bildet den obersten Theil des Hyoidbogens. Warum hat VAN WIJHE nur die Rochen und nicht auch die Haie mit in Betracht gezogen? Will man sagen, bei den Haien ist jenes Verhalten etwa der Ausdruck des späteren Zustandes, so ist das ja auch bei den Rochen nicht anders, oder mit anderen Worten *die Ontogenie vermag nichts zu entscheiden*, da sie in beiden Fällen den definitiven Befund sehr frühzeitig angelegt zeigt. Wie steht es aber denn mit der Berufung auf die Entwicklungsgeschichte? Diese zeigt bei Rochen und Haien differente Zustände, versagt also ihren Dienst, indem sie kein Resultat ergiebt, welches die Aufstellung einer »Formenreihe« erlaubt. Wir haben also die Alternative vor uns: entweder besteht gar keine Formenreihe, in der einzelne Zustände niedere, andere höhere vorstellten, oder es muss auf andere Weise nach jener gesucht werden, mindestens wird zu bestimmen sein, welcher von beiden oben erwähnten Befunden den niederen vorstellt. Der erste Fall der Alternative macht jede Forschung überflüssig, kommt daher nicht in Betracht. Der zweite aber verweist uns auf die vergleichende Anatomie, und da ergiebt sich jene Formenreihe, wie ich sie aufgestellt habe. Diese entscheidet dafür, dass der Zustand des Hyoidbogens der Rochen ein sekundärer ist, denn er ist ableitbar von einem an-



deren, der den niederen vorstellt und nicht umgekehrt, wie VAN WIJHE wollte.

Wenn wir also den ontogenetischen Befunden der Rochen keinen anderen Werth beilegen können als dem ausgebildeten Verhalten, da die ersteren eben dem letzteren entsprechen, so verlieren die Rochen auch die Beweiskraft für die Existenz eines ursprünglich doppelten Hyoidbogens, und es fällt auch diese Stütze zu jener, die vom Lachse genommen war. Aus den Skeletbefunden<sup>1</sup> erwächst somit kein Grund für die Annahme einer Kiemenspalte, von der ja VAN WIJHE selbst in seiner späteren Untersuchung (Nr. 59) nichts wahrgenommen hat.

Indem ich die Gründe aus einander setzte, welche die Meinung VAN WIJHE's, dass der Hyoidbogen ursprünglich kein einheitlicher sei, als eine vollkommen unberechtigte, weil unbegründete, darthum, brauche ich wohl kaum die andere Hypothese zu berühren, welche dieser Autor nöthig hat, um jene erste Hypothese zu stützen, resp. sie plausibler zu machen.

Wenn VAN WIJHE für seine Meinung nur eine Gleichberechtigung beansprucht, so tritt ein anderer Autor mit ganz anderen Prä-tensionen hervor. DOHRN wendet sich in einem »Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier« betitelten Artikel (Nr. 12) gegen die Vergleichung, die ich bezüglich dieser Theile ausgeführt habe. Er findet meine Irrthümer sehr begreiflich, da ich nicht die Entwicklung berücksichtigt habe. Sehen wir nun zu, welche Resultate DOHRN aus seinen »embryologischen Forschungen« gewonnen hat.

Aus der Differenzirung des knorpeligen Hyoidbogens bei den Haien erfahren wir nichts, was nicht schon am ausgebildeten Zustande bestände. Dass die Anlage der beiden ihn zusammensetzenden Stücke an der Stelle der Venen-Querkommissur auftritt,

<sup>1</sup> Da sich VAN WIJHE auch auf SALENSKI's Arbeit (Nr. 42) über Acipenser bezieht, darf ich auch dieses nicht übergehen. Er sagt: »in einem der frühesten von ihm abgebildeten Stadien (l. c. Fig. 91 D) scheint das Hyoid sich eben so weit hinauf zu erstrecken, als der Gipfel des ersten Kiemensbogens«. Diese Figur zeigt den Kopf in schräger Ansicht, von der Seite und von unten. Über dem Hyoid, nicht neben ihm, ist aber noch das Hyomandibulare dargestellt, oder doch ein Theil von ihm, also gegen VAN WIJHE! Hätte derselbe noch einige andere Figuren (Fig. 153, 154, 155) angesehen, so würde er wohl gar nicht auf SALENSKI verwiesen haben, denn diese Figuren, die doch nicht aus der Luft gegriffen sind, haben die Sonderung des Kiefer- und des Hyoidbogens darzustellen, und widersprechen absolut Allem, was VAN WIJHE sich über diese Verhältnisse vorstellt.

ist eine Übereinstimmung mit Kiemenbogen. Die Sonderung des Kieferbogens der Haie hat eben so wenig Neues geliefert. Es treten die beiden Abschnitte auf, von denen das Palatoquadratum, wie ich es schon längst angegeben hatte, nach vorn wächst, der Unterkiefer nach unten. Für die Rochen ist eben so wenig Neues aus der Entwicklung dieser Theile hervorgegangen. DOHRN hätte daher seine Behauptung, dass das Hyomandibulare der Rochen einen Kiemenbogen vorstelle und das Hyoid derselben einem vollständigen Kiemenbogen entspräche, eben so gut auf das ausgebildete Skelet stützen können, wenn solche Behauptungen eine Stütze verlangten. Die Ontogenie beweist nichts von dem, was DOHRN behauptet. Es legt sich hier nur das an, was zur Ausbildung gelangt, und legt sich bereits so an, wie es später sich verhält, das ist das große Ergebnis! In Folge dessen (!) sieht DOHRN das Verhalten bei den Rochen für das Ursprüngliche an, und nimmt (pag. 26) »die Verhältnisse bei den Haifischen als das Abgeleitete, also Vereinfachtere, Reducirtere in Anspruch«. Die größte Reduktion besitzen dann natürlich die Notidaniden: Also das Vereinfachte, das heißt doch hier so viel als das Einfache, soll sich vom Zusammengesetzten herleiten? DOHRN meint damit die Reduktion, die Haie besitzen nach ihm den reducirten Zustand, die Rochen den ausgebildeten! Woher weiß er denn das? Er kann es nicht von der Gesamtorganisation der Haie oder der Rochen ableiten, denn diese lehrt, dass die Haie in Vergleichung mit den Rochen die primitiveren seien. Eine bei den Rochen gegebene Einrichtung kann also wohl von dem sich ableiten, was bei den Haien besteht, aber doch nicht umgekehrt! Es bliebe also nur übrig, dass bei den Rochen eine Einrichtung im Hyoidapparat bestehe, die älter wäre, während die ganze übrige Organisation umgebildet sei. Bei den Rochen hätte sich also im Hyoid etwas Primitives erhalten, das nämlich, dass wir es hier »mit mindestens zwei in einem Visceralbogen vereinigten Segmenten zu thun haben« (l. c. pag. 25). Wo diese zwei »Segmente«, die doch einmal zwei Visceralbogen gewesen sein müssen, wenn in jeden von ihnen ein Kiemenbogen sich gebildet haben soll, realisirt seien, erfahren wir nicht, eben so wenig als er die Kiemenspalte nachzuweisen vermag, die doch zwischen jenen als »Kiemenbogen« gedeuteten Theilen bestanden haben müsste. Da er uns also die Motivirung seiner Annahme, dass im Hyoidapparat der Rochen primitivere Zustände vorlägen, schuldig bleibt, werden wir jene Annahme als eine unbegründete Behauptung ansehen dürfen.

Das Hyomandibulare ist eben gar kein Bogen sondern nur ein Stück eines solchen, und zwar das obere, wo ist dann die untere Hälfte des postulirten Bogen? Etwa der Unterkiefer, der dem Trigeminiisgebiete angehört, indess das Hyomandibulare im Gebiete des Facialis liegt? Und dann, wie ist die angebliche Reduktion bei den Haien entstanden? DOHRN darf da nicht denselben Weg, den ich für die Differenzirung des Hyomandibulare von den Notidaniden aus angegeben habe, rückläufig verfolgen, denn er perhorrescirt ja die von mir dargestellte Lageveränderung des Hyoid am Hyomandibulare, und meine daran geknüpfte Ableitung des Symplecticum-Knorpels. Wie er sich aber jene behauptete Reduktion vorstellt, ist mir unklar geblieben, wahrscheinlich auch ihm selbst. Indem nun DOHRN das Verhalten des Hyomandibulare bei den Rochen *als das Primitive* betrachtet, kommt er nothwendigerweise zu derselben Folgerung, die er mir zum Vorwurfe macht, dass Ganoiden und Teleostier, welche bezüglich dieser Theile, wie er selbst nicht in Abrede stellt, den Rochen näher ständen, von diesen abstammten. (pag. 34). Darauf muss ich entgegnen, dass ich diese Frage gar nicht diskutirt habe<sup>1</sup>. Ich habe mich einfach an die Thatsachen gehalten, welche lehren, dass die Elemente des Hyoidbogens der Haie jenen der Ganoiden und Teleostier ferner stehen, als die der Rochen,

---

<sup>1</sup> Die Phylogenese der Ganoiden und Teleostier wird nach meiner Auffassung durch jene Verhältnisse gar nicht beeinträchtigt, und die Folgerung DOHRN's ist durchaus keine zwingende, wie sie sich den Anschein geben möchte. Erstlich ist das Hyoid unter den Rochen nicht in der gleichmäßigen Übereinstimmung, wie DOHRN es angiebt, indem er sagt, der Befund von *Torpedo* gleiche in allem Wesentlichen dem von *Raja* (pag. 25). Bei *Torpedo* aber sitzt das Hyoid noch am Hyomandibulare, indess es bei *Raja* diesen Zusammenhang gelöst hat. Bei *Torpedo* vermittelt somit das Hyomandibulare noch die Verbindung des Hyoid mit dem Cranium, wie bei den Haien. Das sind doch sehr wesentliche Differenzen! Sie lassen *Torpedo* in dieser Beziehung den Haien näher stehen als *Raja*. Darauf stütze ich die Erwerbung der Befunde des Hyoidbogens der Rochen innerhalb ihres Stammes. Ob es Haie gegeben hat, welche schon jene Einrichtungen darboten, wissen wir nicht, aber wir wissen, dass die gegenwärtig Bekannten jene Strukturen *nicht* besitzen. Daher ist bis jetzt keine andere Folgerung als die von mir ausgesprochene, begründet. Zweitens ist die Ähnlichkeit der Differenzirung des Hyoid von *Raja* mit dem von Ganoiden und Teleostiern durchaus kein Grund, daraus eine nähere Verwandtschaft mit diesen zu folgern. Diese Ähnlichkeit kann von jenen völlig unabhängig erworben sein. Bei *Torpedo* besteht diese Ähnlichkeit nicht, sie trifft dagegen das Hyomandibulare, welches wieder bei *Raja* differentes Verhalten bietet. Diese Zustände bieten also einen sehr unsichern Boden für phylogenetische Spekulationen.



und habe gefolgert, dass jene Veränderung nicht dem gemeinsamen Selachierstamme zukomme, sondern »innerhalb des Rochenstammes erworben sei« (Nr. 19, pag. 176). Daran kann auch DOHRN nichts ändern, denn er hat nichts beigebracht, woraus hervorginge, dass das gleiche Verhalten auch bei den Haien bestehe, vielmehr hat er gerade das Gegentheil davon gezeigt, dass der Hyoidbogen so entstehe, wie er später sich darstellt. Der von DOHRN mir vorgeworfene Widerspruch trifft also ihn selbst, denn nach ihm können ja die Haifische nicht die Stammform für den Hyoidapparat der Ganoiden und Teleostier besitzen, da die fraglichen Theile bei ihnen bereits reducirt sein sollen! Oder sollen sie zum zweiten Male sich sondern?

Auch die Bezugnahme DOHRN's auf die Knorpelradien des Hyoidbogens enthält nur nichtige Einwände, ist aber für das Verfahren dieses Autors außerordentlich bezeichnend. Nach meiner Darstellung fehlen die Radien am Hyomandibulare der Rochen, indess sie an dem der Haie bestehen. Diese Verschiedenheit fand Erklärung aus der durch die Vergleichung mit den Haien hervorgehenden Änderung der Lagebeziehung des Hyoid zum Hyomandibulare. DOHRN sagt darüber (pag. 26), jener Mangel der Radien am Hyomandibulare der Rochen sei begreiflich, *»wenn es nämlich, wie GEGENBAUR will, zum größten Theile nur den vergrößerten Mandibularfortsatz der Haie vorstellt; denn dieser Mandibularfortsatz trägt eben niemals Knorpelstrahlen. Man sollte nun erwarten, dass in der dorsalen Abtheilung des Hyoidbogens der Rochen zufolge des Abortirens des Körpers des Hyomandibulare und der massigen Ausbildung des Mandibularfortsatzes keine Knorpelstrahlen mehr existirten: statt dessen finden sich eine beträchtliche Zahl vor (Fig. 6d) und noch dazu sind sie dorsal vor der venösen Querkommissur gelagert. Hätte GEGENBAUR diesen Umstand berücksichtigt, so würde er nicht von einem Herabrücken des Hyomandibulare und einem Hinaufrücken des vermeintlichen massigen Zungenbeinstückes gesprochen haben«*. Also ein wichtiger Umstand ist von mir übersehen worden. Welcher Umstand ist dieses? Es ist nach DOHRN's Worten zweifellos, dass es jene Knorpelstrahlen sind, von denen er sagte: man sollte erwarten, dass sie *in der dorsalen Abtheilung des Hyoidbogens der Rochen nicht existirten*. Wer sollte dieses erwarten? Gewiss nur derjenige, welcher dort ein umgewandeltes Hyomandibulare sucht, ein Hyomandibulare mit »abortirtem Körper« und »massiger Ausbildung des Mandibularfortsatzes«. Ich suchte nun dort kein Hyomandibulare, auch kein umgewandeltes, und fand keinen Grund es je dort zu suchen. Denn jene »dorsale

Abtheilung des Hyoidbogens«, auf die DOHRN sich bezieht, *ist eben nicht der dorsale Theil des Hyoidbogens*, sondern der dorsale Theil des *Hyoid* selbst, der dorsale Theil des *Hyoidbogens* ist aber in Wirklichkeit das Hyomandibulare, welches jene Knorpelstrahlen *nicht* trägt. Es ist folglich an jenem dorsalen Theile des *Hyoid* kein abortirter Körper des Hyomandibulare und keine massige Ausbildung des Mandibularfortsatzes vorhanden, die ja nur dem Hyomandibulare zukommen.

Ob DOHRN erwartet hat, *dass jener dorsale Theil des Hyoid keine Radian besäße*, weiß ich nicht. Dass sie dort vorkommen, ist längst bekannt, und es bedurfte dazu der DOHRN'schen Entdeckung nicht. Sie sind auch längst von mir beschrieben und als Radian des *Hyoid*, *nicht aber* des Hyomandibulare oder des *dorsalen* Theiles des *Hyoidbogen* berücksichtigt worden. Das von DOHRN ausgeführte merkwürdige Verfahren, welches sich in seinen »Studien« oft wiederholt, ist also folgendes: Erst producirt er irgend einen Theil in *seiner* eigenen Auffassung, die natürlich eine ganz andere ist, als die meinige, dann exemplificirt er meinen Irrthum daran! Hier ist das *Hyoid* der Rochen sein Objekt, das er als *Hyoidbogen* aufführt, also als etwas ganz Anderes, als ich dargelegt habe.

An diesem *seinem* *Hyoidbogen* demonstrirt er ein dorsales und ventrales Stück. Hier, das dorsale, sagt er, ist das Hyomandibulare, von dem GEGENBAUR angab, dass es abortire und einen »massigen Mandibularfortsatz« entwickele, in Folge dessen keine Kiemenstrahlen an ihm sitzen könnten. Hier sind aber Kiemenstrahlen: also ist GEGENBAUR wieder dem Irrthum verfallen! Die Kiemenstrahlen sind richtig da, und das ist das einzig Richtige. Alles Übrige ist falsch, denn der Theil, an welchem die Strahlen sitzen, ist kein Hyomandibulare! Es besteht hier die Alternative. entweder glaubt DOHRN, dass jener dorsale Theil des *Hyoid*, an dem er, wie Alle vor ihm, Kiemenstrahlen sitzen sah, derselbe Skeletttheil sei, den *ich* als Hyomandibulare bezeichnete, oder *er* hält ihn selbst für das Hyomandibulare? Ein Drittes ist ausgeschlossen, da es sich eben nur um Radian *am Hyomandibulare* handelt. Im ersten Falle schreibt er mir etwas zu, was ich nicht nur nicht behauptete, sondern von dem er auch ganz gut weiß, dass ich es nicht behauptet habe, denn er bestreitet ja meine von ihm in extenso reproducirte Deutung! Im zweiten Falle aber ist doch schon ein Hyomandibulare von ihm beschrieben worden, welches *nicht* jener dorsale Theil des *Hyoid* ist. Aus diesem DOHRN'schen Gedankengange sich zurechtzufinden,

muss ich dem Leser überlassen. Eben so schwierig, als die Lösung aus dieser Alternative, dürfte DOHRN die Darlegung der Beziehung des Hyomandibulare der Rochen zu jenen der Haie werden. Er hat es nicht versucht. Um so leichter macht er sich die Kritik an meiner Darstellung: »*Man wird verlangen müssen, diesen Process Stufe für Stufe verfolgen zu können, durch alle Mittelzustände, welche zwischen angenommenem Ausgangs- und wirklichem Endpunkte mitten inne liegen*« (pag. 27). Möge er das leisten was er verlangt!

Für seine Deutung des Kiefer- und des Zungenbeinbogens sucht DOHRN »neue Elemente für die Beurtheilung« zu liefern. Ein solches »Element« wird aus dem Verhalten der *Blutgefäße* zu gewinnen versucht. Es wäre nun zu erwarten, dass eine Darstellung des ersten Zustandes der Blutgefäße des Kopfes folge. Statt dessen beschreibt er spätere Embryonalstadien. Seine Bemerkung (pag. 5): »Es ist« »nicht schwer, diese Gefäße in der Anordnung der definitiven Gefäße« »des Haifischkopfes wieder zu erkennen«, giebt zu verstehen, dass an dem von ihm dargestellten Apparat nichts wesentlich Neues mehr zur Gestaltung kommt, oder, mit anderen Worten, dass er die Beschreibung eben so gut von einem erwachsenen Individuum hätte nehmen können! Aber es sollen ja dem Publikum »embryologische Forschungen« vorgeführt werden!

Der eigenthümliche Gefäßapparat der Spritzlochkieme ist bereits ausgebildet, und nur in der bezüglichen Kiemenarterie ergiebt sich noch eine Veränderung, in so fern sie in dem dargestellten späteren Stadium reducirt erscheint. Diese Arterie des Kieferbogens, als A. mandibularis bekannt, heißt DOHRN »*Schilddrüsenarterie*« (A. thyreo-mandibularis), weil die Schilddrüse von ihr einen Zweig empfängt. Aus demselben Grunde könnte man die Subclavia der Säugethiere ebenfalls »Schilddrüsenarterie« heißen! Durch die neue Benennung scheint DOHRN zweierlei zu bezwecken. Erstlich eliminirt er damit die Arterie des Kieferbogens, um die in dem Vorkommen dieser Arterie ausgedrückte Übereinstimmung des Kieferbogens mit den übrigen Kiemenbogen zu verdunkeln, und zweitens vindicirt er eine Kiemenarterie der Schilddrüse, die er ja als »*Kiemenspalte*« betrachtet! Dass man darin, dass die Art. mandibularis ein Ästchen der Schilddrüse abgiebt, einen Grund finden kann, sie nicht mehr als Arterie des Kieferbogens zu betrachten, scheint mir durchaus ungerechtfertigt. Aus dem Gefäßsystem geht nichts hervor, was für die DOHRN'schen Deutungen spricht. Die Arteria hyoidea wie die Art. mandibularis verhalten sich in Ursprung und Verlauf wie die übrigen



Kiemenarterien. Es besteht auch, wie zu erwarten, keine Andeutung einer Duplicität der Art. hyoidea. Das Verhalten dieser beiden Arterien entspricht vielmehr meiner Deutung<sup>1</sup>, was natürlich von DOHRN ignorirt wird. Wenn der venöse Apparat sich in jener Region etwas anders verhält, als bei den übrigen Kiemen, so geht das Hand in Hand mit den Veränderungen, welche in der ersten Kiemenspalte, dem Spritzloche, erfolgt sind. DOHRN hat diesen Gefäßapparat aufzuklären versprochen, »Ich sollte nun eigentlich erörtern.« heißt es pag. 5, »wie diese sonderbaren Gefäßbeziehungen zu Stande gekommen sind. Das will ich aber verschieben bis ich sowohl die Muskulatur, als auch die Knorpelbildungen des Hyoidbogens darstellt und erörtert haben werde: man wird danach sehen, dass ich neue Elemente für die Beurtheilung gewinne.« Nachdem dann Muskulatur und Knorpelbildungen erörtert sind, kommt in einer folgenden »Studie« auch jene Kieme wieder in Betracht (Nr. 13, pag. 460). Wir finden sie in Verwendung bei der »neuen und fruchtbaren Grundhypothese« von der Entstehung des Auges aus einer Kieme, vermissen aber alles Thatsächliche, was uns die Entstehung jener »sonderbaren Gefäßbeziehungen« aufklären könnte.

Da nach DOHRN der Kieferbogen kein Kiemenbogen war, sind auch die Spritzlochknorpel keine Kiemenstrahlen, als welche ich sie aufgefasst hatte. Er gründet seine Entgegnung darauf, »dass der Knorpel immer vor dem gesammten Blutgefäßapparat der Spritzlochkieme liege« (pag. 37). Diesen Grund kann man nicht annehmen, denn die Spritzlochknorpel haben nicht mehr die Anlagerung am Kieferbogen beibehalten, da sie eben rudimentäre Gebilde geworden sind, die eine anzunehmende Beziehung zum Kieferbogen (resp. zu dessen Palato-quadratum) nur durch die benachbarte Lage ausdrücken. Schon die Eigenthümlichkeit des Gefäßapparates der Spritzlochkieme lässt

<sup>1</sup> Wenn ich mich auf diese Arterien beziehe, so geschieht es nicht, weil ich dem Gefäßsystem im Allgemeinen eine große Wichtigkeit für die daraus abzuleitende Existenz anderer Theile beilege. Die Gefäße sind viel zu verschiedener Art, und nur die großen Stämme, wie es etwa noch die Kiemenarterien sind, kann man von bestimmtem Werth halten. Diesen sehr wenig konservativen Charakter der Blutgefäße scheint DOHRN nicht anzuerkennen. In einem Angriffe, den er auf meine Ableitung des Gliedmaßengürtels von Kiemenbogen gemacht hat, führt er auch die Blutgefäße vor und meint, weil die Kiemengefäße außen an den Kiemenbogen liegen, könnten die Gliedmaßenbogen, deren Arterien innen sich finden, keine Kiemenbogen gewesen sein. Als ob bei meiner Deutung die Gefäße der Gliedmaßen von den Kiemengefäßen sich ableiteten!

verstehen, dass hier in Vergleichung mit den übrigen Kiemen *keine primitiven* Verhältnisse vorkommen können, wenigstens dann nicht mehr, wenn jener Gefäßapparat bereits ausgebildet ist, wie in den von DOHRN beschriebenen Embryonen. Dass für unseren Autor der Spritzlochknorpel wahrscheinlich ein Rest eines Kiemenbogens ist, ist das paradoxe Resultat seiner Forschung, bei der er das Vorkommen von 2—3 solcher Knorpel natürlich ignorirt. Wir wollen konstatiren, wie diese Ablehnung des Kieferbogens nichts erleuchtet, aber Alles verdunkelt hat. Es besteht eine Kiemenspalte, die zum Spritzloche wird. An der vorderen Wand der Tasche bildet sich sogar eine Kieme aus, aber der Skelettheil, der jene Wand mitbegrenzen hilft, ist niemals Kiemenbogen gewesen, und in jener Wand befindliche, noch zu dreien, zweien oder auch einfach vorkommende Knorpelstrahlen, die im letzteren Falle plattenartig modificirt sind, sind keine Kiemenstrahlen, und das Alles, weil sie dem bereits ins Palato-quadratum umgewandelten oberen Stücke des Bogens nicht mehr direkt aufsitzen und in Folge dessen nicht *vor* den Gefäßen lagern!

Auch die Muskulatur muss der DOHRN'schen Deutung dienen. Das aus deren Sonderung gezogene Ergebnis ist dem bezüglich der Skelettheile oben erwähnten adäquat: es zeigen sich bereits in der Anlage bei Haien und Rochen verschiedene Zustände, die den ausgebildeten Zuständen entsprechen.

Dass die Sonderung der Muskulatur an Kiefer- und Hyoidbogen aber nicht in allen Stücken jener der Muskulatur der Kiemenbogen entspricht, ist doch kein Beweis dafür, dass jene beiden Bogen nicht Kiemenbogen waren! Wenn jene Sonderung genau so stattfinden sollte wie an den Kiemenbogen, so würde dazu auch für Kiefer- und Hyoidbogen das Bestehen eines mit den Kiemenbogen völlig gleichartigen Zustandes nothwendige Voraussetzung sein. Es gäbe dann eben *nur* Kiemenbogen, und es bestände für Kiefer- und Hyoidbogen kein erst zu lösendes Problem.

Welches sind nun die »*Ergebnisse*« der DOHRN'schen »*Untersuchungen*«, die mitzuthellen er l. c. pag. 5 versprochen hat? Die Ontogenie, auf die er überall pocht, als ob *er* der Erste gewesen wäre, der ihren Werth für die vergleichende Anatomie erkannt und angewendet hätte, hat *ihm* nichts geleistet. Er hat aus ihr faktisch nichts erkannt, als dass die Anlagen der Theile dem späteren Zustande bereits entsprechen. Es sollen auch nur »*vorläufige Mittheilungen*« sein. Er sagt (pag. 35): »*Ich binde mich darum auch nicht an irgend welche positive Deutung der hier behandelten Verhältnisse: die Schwie-*

*rigkeit ist so groß, dass noch viel angestrengtene und vorsichtigste Forschung erforderlich ist, ehe die wirkliche Konstitution des Kiefer- und Hyoidapparates erkannt werden wird. Mir reicht an dieser Stelle aus, die Illusion bekämpft zu haben, als wüssten wir bereits das, was wir suchen, und als wäre eine der existirenden Auffassungen im Stande, uns von den weit zurückliegenden Vorgängen Rechenschaft zu geben, welche den Wirbelthiermund in seiner heutigen Komposition zu Stande gebracht haben.*«

Mit den »Vorgängen«, welche den Wirbelthiermund »zu Stande gebracht haben«, hatten wir es hier nicht zu thun, sondern nur mit der Frage, ob der Kiefer- und der Zungenbeinbogen mit Kiemenbogen vergleichbar, resp. davon ableitbar seien. Gegen diese von mir ausgeführte Vergleichung waren die DOHRN'schen Einwände gerichtet. Er bindet sich dabei nicht an eine »positive Deutung«! In Wirklichkeit deutet er aber doch, indem er bald das eine, bald das andere Stück mit diesem oder jenem Namen belegt. Ist das nicht eine positive Deutung? Kann man überhaupt eine Deutung bekämpfen wollen, ohne selbst auf einer bestimmten Auffassung zu fußen, oder von der positiven Deutung irgend eines Theiles auszugehen? Das sich nicht Binden bedeutet hier einfach absolute Willkür, mit der der genannte Autor auf ein und dasselbe Skeletstück bald diese bald jene Deutung anwendet, wie an dem oben besprochenen Beispiele gezeigt worden ist.

Da er auf dem von ihm eingeschlagenen Wege, der bei den Rochen die primitiveren Zustände sucht, zu keiner »positiven Deutung« gelangte, d. h. so viel als ohne Resultat blieb, schiebt er eine andere Frage vor: »weit zurückliegende Vorgänge, welche den Wirbelthiermund zu Stande gebracht haben«. Dass dieses noch dunkel ist, soll erklären, wesshalb er keine Vergleichung des Hyoidbogens der Rochen mit dem der Haie zu Stande brachte<sup>1</sup>. Dieses Resultat der

<sup>1</sup> Während DOHRN hier die unbekannte Phylogenese des Wirbelthiermundes dafür verantwortlich macht, dass man, nach seiner Vorstellung, auch über die benachbarten Skelettheile nichts Sicheres wisse, äußert er bei einer anderen Gelegenheit Folgendes: »Eines der Hauptgebrechen der bisherigen Phylogenie liegt meines Erachtens eben in dem Umstande, dass sie sich vor allen« Dingen auf die Anfangsstadien der Organisation hat einlassen wollen. Das ist« zwar eine sehr begreifliche Tendenz, aber nach den ersten, ziemlich miss« glückten Versuchen hätte man davon abstecken sollen, die geschichtlichen« Ereignisse der Urzeit für leichter erkennbar halten zu wollen, als die uns« näher liegenden Phasen der Genealogie« (pag. 411). Wäre in der Vergleichung des Kiefer- und Hyoidskeletes der Rochen und Haie nicht eine Bethäti-



DOHRN'schen »Forschung« bildet einen erläuternden Gegensatz zu dem, was er als Kritik auszugeben sucht, die er an meinen Arbeiten übt. Es harmonirt aber mit den hämischen Bemerkungen, deren er nicht entbehren kann und die in ihrer Bedeutung für den Urheber zu würdigen ich dem wissenschaftlichen Publikum überlassen muss!

Aus dieser Darstellung dürfte hervorgehen, dass unseren Erfahrungen über die Kiemenbogen der Selachier durch die Ontogenie keine Vermehrung zu Theil wurde, dass vielmehr nur das, was die Anatomie darüber ermittelte, Bestätigung fand. Für diesen Theil des Kopfskeletes sind also die Grundlagen unverändert geblieben.

## 6. Ergebnisse und Betrachtungen.

Nach der Prüfung einer Reihe von Instanzen, welche auf die Metamerie des Kopfes sich beziehen, wird jetzt die Zusammenfassung des Vorgeführten zur Aufgabe. Die Fragen: Liegt dem Aufbau des Kopfes der Wirbelthiere eine Metamerie zu Grunde und welcher Art ist diese Metamerie? werden zuerst zu beantworten sein. Ich habe dabei dem Eingangs Bemerkten zufolge fürs Erste die an Selachiern kund gewordenen Erfahrungen im Auge, die wir BALFOUR, MILNES MARSHALL und VAN WILHE verdanken. Diese zeigen nicht bloß dorsale und ventrale Metameren, sondern wir vermögen auch einen Theil dieser beiden auf einander zu beziehen (pag. 29) und sahen den Umstand, dass dieses nicht für den ganzen Kopf möglich war, durch nachweisbare Veränderungen (pag. 32) bedingt, die in der Ontogenese des Selachierkopfes sich geltend gemacht hatten. Diese bietet nur einen Theil der Phylogenese des Kopfes. Wäre das von AILBORN berücksichtigt worden und hätte er den Vorgang seiner »Branchiomerie« *phylogenetisch* analysirt, so wäre er nicht zu seiner Behauptung gekommen. Er hätte dann auch nicht so wegwerfend von den Nerven gesprochen. Vielmehr wäre er zu der Vorstellung gelangt, dass jene durch die Kiemenspalten erzeugten Bogen Nerven besessen haben müssen, dass man sich die Kiemenbogen der Cranioten, mögen sie entstanden sein wie sie wollen, ohne Nerven nicht vorstellen kann: denn sie besitzen ja Muskulatur, die nicht von den Kopfsomitcn sich ableitet, also nicht eingewandert ist, sondern schon *vorher* in der Anlage besteht. Die Berücksichtigung dieser Thatsache lässt die Nerven nicht außer Betracht kommen.

---

gung dieser Principien auszuführen gewesen, da ja hier viel »näher liegende Phasen der Genealogie« in Betracht kämen?

Diese Nerven können auch nicht sekundär hineingewachsen sein! Es ist also hier mit mindestens noch einem Faktor zu rechnen, wenn dieser auch erst später sich darstellt, d. h. später der Untersuchung zugänglich ist. Um die Branchiomerie zu retten, stellt er die Bedeutung der Nerven in Abrede, auch ihren metameren Charakter. Die Nerven sind da und sind metamer angeordnet, dagegen wird die AHLBORN'sche Opposition nichts verfangen. Das Nervensystem geht dorsal aus. Durch seine Betheiligung an den Kiemenbögen sind diese keine rein ventralen Gebilde mehr.

Ob die den Kiemenbögen folgende Metamerie der Nerven eine Anpassung an jene ist, oder ob vorher ein Zustand gegeben war, in welchem die bezüglichlichen Nerven noch nicht metamer disponirt waren, das wissen wir nicht. Wir kennen sie eben nur in ihrem Verhalten zu den Kiemenbögen, dieses ist metamer, und nur von diesem Zustande müssen wir unseren Ausgang nehmen.

Wenn also AHLBORN geglaubt hat, mit seiner Branchiomerie etwas meiner Darstellung gegenüber zu Stellendes gefunden zu haben, so kann er damit doch nur Jene täuschen, welche meine Darstellung nicht kennen, oder welche hinter dem neuen Worte auch die Begründung einer neuen Idee vermuthen, die etwas Anderes als »Metamerie« bedeuten soll. Wenn nun dorsale und ventrale Metameren in einem primitiven Zustande zusammengehört haben, von welchem Zustande noch ein Rest sich bei Selachiern erhalten hat, so ist daraus nichts Anderes zu sehen, als was ich auf dem Wege der Vergleichung gefunden hatte. Auch AHLBORN giebt das in so fern zu, als er sagt (pag. 329): »Durch den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis« »(VAN WIJHE) von neun primären Urwirbeln des Kopfes ist die Theorie GEGENBAUR's ihrer ursprünglichen Aufgabe enthoben, die Kopfsegmente indirekt zu bestimmen.« Er will damit freilich keine Bestätigung zugestehen, sondern vielmehr sagen, meine »Theorie« sei dadurch überflüssig geworden! Die gleiche Naivität kann zur Behauptung kommen, diese oder jene Entdeckung sei eigentlich unnöthig gewesen, denn später sei sie, etwa auf einem anderen Wege, doch gemacht, sogar noch vervollkommenet worden!

Nachdem in der Kopfanlage der Selachier sowohl palingenetische als eänogetische Befunde sich ergaben, erstere mehr in dem vorderen, letztere mehr im hinteren Abschnitte derselben, wird die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes gesetzt. Es ergibt sich von selbst die Grenze, bis zu welcher ihre Zeugnisse Geltung haben können. Jenseits dieser Grenze hat die weiter

schreitende Forschung, wenn sie nicht bodenloser Spekulation verfallen will, die Vergleichung zur Führerin zu nehmen. Die Vergleichung verweist uns auf einen noch tiefer stehenden Organisationszustand, jenen von *Amphioxus*. Bevor wir diesem uns zuwenden, bleiben uns am Craniotenkopfe jene beiderlei Bestandtheile zu betrachten, die wir nach der Art ihres Ursprunges gleichfalls als palingenetische und cänogenetische bezeichnen können.

Ordnen wir uns nun hiernach die Verhältnisse des Selachierkopfes, so ergeben sich an demselben die palingenetischen Elemente als *primäre* und die cänogenetischen als *sekundäre* Bestandtheile zu unterscheiden. Den ersteren gehört die Kopfdarmhöhle mit allen Kiemenbogen zu, eben so die sechs ersten Kopfsomite und alle Hirnnerven mit Ausschluss der unteren Vaguswurzeln. Diese fallen mit den drei letzten Kopfsomiten dem sekundären Bestandtheile zu. Was ich primär nannte, repräsentirt aber gewiss nicht einen völlig ursprünglichen Zustand. Wir haben ja drei Kopfsomite dabei, die rudimentäre Organe vorstellen. Auch die Kopfdarmhöhle ist sicher nicht mehr in primitivem Umfange vorhanden, denn die Kiemenzahl ist in Vergleichung mit den Notidaniden beschränkt. Es ist also schon an diesem relativ primären Theile des Kopfes die Reduktion maßgebend geworden. Da aber aus diesem Abschnitte alle Bestandtheile von primitiveren sich ableiten, ist er trotz der Reduktion der palingenetische Abschnitt.

Wie ist nun der sekundäre Bestandtheil des Kopfes letzterem hinzugekommen? Diese Frage ist nicht durch die direkte Beobachtung, sondern nur durch Vergleichung zu beantworten. Wenn wir drei Kopfsomite (4—6) ohne die Bedeutung der anderen sehen, als rudimentäre Gebilde, so ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Stelle, welche die auf jene folgenden letzten oder die sekundären Kopfsomite (7—9) einnehmen, möglicherweise durch primäre Kopfsomite eingenommen war, welche noch weiter der Rückbildung verfielen. Wir hätten dann in den primären Kopfsomiten eine Abstufung des funktionellen Werthes: die drei ersten lassen Muskeln hervorgehen; das erste eine größere Zahl, das zweite und dritte je nur einen, die drei nächsten (4—6) gar keinen mehr, und die hypothetisch daran schließenden gelangen nicht einmal mehr zur Anlage. Wie viel das waren (2 oder 3 oder noch mehr), mag für jetzt dahingestellt bleiben. Wir haben aber mit dieser begründeten Annahme einer gänzlichen Verkümmern von Kopfsomiten die Möglichkeit gewonnen, das Vorrücken von Rumpfsomiten zu begreifen, welches



ohne jene Voraussetzung unverständlich ist. Auf jene Dislokation von drei Rumpfsomiten stützt sich also die Annahme einer gänzlichen Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite.

Durch die Deutung der letzten Kopfsomite als ursprünglicher Rumpfbestandtheile gelangt man zu der Darstellung der *Unvollständigkeit der Anlage des Selachierkopfes*, also zur Annahme von bedeutenden Veränderungen, welche einen primitiveren aber hypothetischen Zustande gegenüber eingetreten sein müssen. Von einem solchen sind im Selachierkopfe nur Reste erhalten. Wie in der Dorsalregion nicht alle voranzusetzenden Somite sich ausbilden, oder nur zur Anlage gelangen, so ist auch die ventrale Region als reducirt zu betrachten. Dass eine viel größere Anzahl von Kiemenbögen, als sie selbst die Notidaniden noch aufweisen, vorausgegangen sein wird, habe ich schon früher (Nr. 19 pag. 296) mit Gründen belegt. Sie sind nicht widerlegt worden. Ich beschränke mich, hier darauf zu verweisen. Das eifrige Suchen nach Rudimenten von Kiemenanlagen, wie wenig es auch von Erfolg begleitet war, bezeugt die Verbreitung der Vorstellung einer eingetretenen Minderung der Kiemenzahl. Ob vorne, im Bereiche der Labialknorpel, Kiemen zu Grunde gegangen sind, ist zweifelhaft. Das Verschwinden einer vorderen Kieme bei den Cyclostomen (Petromyzon) ist nicht als eine Bestärkung jener Annahme anzusehen, denn hier bestehen ja in Vergleichung mit den Gnathostomen bedeutende Umbildungen in der Mundregion. Dagegen ist für das hintere Kiemengebiet die stattgehabte Reduktion heute noch erweislich und es ist hier nur die Anzahl der verschwundenen Kiemen nicht sicher bestimmbar<sup>1</sup>.

Die im ventralen wie im dorsalen Gebiet der Anlage des Selachier-Kopfes erkennbaren Veränderungen gegen einen noch früheren nicht unmittelbar nachweisbaren, sondern nur zu erschließenden

<sup>1</sup> Diese Ungewissheit hatte mich veranlasst, bei der Besprechung der Kiemenverhältnisse nur auf der sicher bekannten, von den Notidaniden aus bestimmbar Anzahl von Kiemenbögen zu bestehen: Es seien *mindestens* neun Kiemenbögen bei den Stammformen der Cranioten vorhanden gewesen. Dass ich mich auf die Feststellung des Minimum beschränkte, wird mir zum Vorwurf gemacht. Als ob man hier das Maximum bestimmen könnte! Ich hätte die Zahl der Kiemen von Amphioxus zu Grunde legen können, wenn nicht diese, für viele Fragen der Phylogenie der Vertebraten so wichtige Form, für die *direkte* Ableitung der Cranioten aus ihr höchst bedenklich wäre! Wir können nun sagen: jene hypothetischen Stammformen werden Amphioxus *ähnlich* gewesen sein, wie dieser viele Kiemenspalten besessen haben. Jede *speciellere* Beziehung stößt auf die größte Unsicherheit und ist deshalb verwerflich.

Zustand, geben zu Gentige zu erkennen, welch' große Vorsicht die Beurtheilung jenes Befundes erheischt. Die Ontogenie zeigt eben auch hier nur ein Stück des phylogenetischen Weges, die letzte Etappe desselben, und es ist ein großer Irrthum, dieses Stück für den ganzen Weg zu halten. Es ist seltsam, dass man bei dem gewiss richtigen Gefühle von der Unvollständigkeit der in den Kiemenanlagen bestehenden Urkunde, die dorsale Metamerie für etwas Komplettes und in seiner Ursprünglichkeit Unversehrtes gehalten hat, anstatt auch hier wenigstens den Zweifel walten zu lassen.

Die Erkenntnis eines im Kiemengebiet schon bei den Selachiern vorhandenen Defektes, sowie der im Bereiche der Dorsalregion vorhandenen Umänderungen, lässt den vorderen Theil der Kopfanlage in relativ vollständigerem Zustande erscheinen, als den hinteren. An der Grenze gegen den Rumpf müssen bedeutende Reduktionen eingetreten sein. Ventrale Rückbildungen sind in geschwundenen Kiemen durch die Vergleichung erweisbar, dorsale sind aus den ventralen zu folgern. Denn wenn eine ventrale Strecke der Kopfdarmwand verändert ward, indem sie die Kiemenspalten verlor, so ist auch anzunehmen, dass dorsal eine Veränderung vor sich ging, jedenfalls eine Verkürzung erfolgte, gleichviel ob die Kopfsomite dem Kiemenbogen entsprechen oder nicht.

Aus der Reduktion der Kiemenbogen in der hinteren Kopfreion leitet sich auch die Beziehung ab, welche die Pseudokopfsomite zum Kopfe gewannen. Nehmen wir an, dass diese bei dem Vorhandensein einer viel größeren Kiemenzahl sich wie die anderen Rumpfsomite verhielten, mit ihrem Gebiete hinter den letzten Kiemen. Die Reduktion hinterer Kiemenbogen beschränkt sich nun, wie überall zu ersehen ist, nicht bloß auf die allmähliche Rückbildung der dem gänzlichen Schwunde verfallenden Bogen, sondern macht sich auch an den noch bestehen bleibenden bemerkbar. Diese nehmen von vorn nach hinten an Umfang ab. Diese Abstufung gewinnt durch die Ausbildung der ersten primären Kiemenbogen (Kiefer- und Zungenbeinbogen) noch bedeutenderen Ausdruck. Die Kopfdarmhöhle ist demgemäß vorn weiter als hinten; die Bogen sind vorn voluminöser als hinten. Unterhalb jener reducirten Bogen nach vorn hin nimmt die von den letzten Kopfsomiten (oder nur vom letzten) ausgehende Muskulatur ihren Weg, indem sie den *M. coraco-hyoideus* hervorgehen lässt. Diese Ausdehnung einer ursprünglich dem Rumpfe zukommenden Muskulatur in die ventrale Kopfreion wird so mit der Reduktion hinterer Kiemenbogen in Connex gebracht werden können, indem

durch jene vor Allem Raum für die Ausbreitung der Muskulatur nach vorne zu dargeboten wird.

Zwischen Kopf- und Rumpfgelbiet ist mit jenen Vorgängen eine innige Vereinigung beider Körpertheile entstanden, in die wir bis jetzt, in Anbetracht der außerordentlich verschiedenen Verhältnisse der unteren Vaguswurzeln (vgl. pag. 62), nur einen oberflächlichen Einblick gewinnen können. Zu einer präciseren Erkenntnis bedürfte es vor Allem sicherer ontogenetischer Erfahrungen über verschiedene Selachiergattungen, sowohl jener, die eine größere Zahl, als auch jener, die eine Minderzahl der »unteren Vaguswurzeln« aufweisen. Erst dann ist eine strikte Vergleichung durchführbar<sup>1</sup>.

Die Unterscheidung einer primären und sekundären Kopfregion ist nicht in dem Sinne aufzufassen, dass dem primären Kopfe ein neuer, selbständiger Bestandtheil angefügt wurde. Das Hinzutretende geht in dem schon Vorhandenen derart auf, dass es später nicht einmal als scharf gesonderte Region unterschieden werden kann. Wie die »unteren Vaguswurzeln« nicht mehr Spinalnerven sind, sondern bereits dem Gehirn angehören, so bildet auch die aus den letzten Kopfsomiten entstandene Muskulatur, wenigstens so weit ihr eine ventrale Ausdehnung zukommt, kein so scharf abgegrenztes Gebiet,

<sup>1</sup> Es kann die Meinung bestehen, es sei mit dem Nachweise der Zugehörigkeit der unteren Vaguswurzeln zu den letzten Kopfsomiten die Zahl dieser Somite aus der Zahl der Nerven zu bestimmen, und es ergebe sich daraus der ganze auf das Cranium übergewanderte Somitenkomplex. Dagegen muss ich anführen, dass dieser hermeneutische Werth nur jenen Nerven zukommen kann, welche sich in einen Hypoglossusstamm sammeln, oder doch Äste zu diesem entsenden. Der hinter dem Vagus sich bildende und um den letzteren herumlaufende Stamm des Hypoglossus weist dann den Weg, welchen die Muskelderivate der betreffenden Kopfsomite zurücklegten, und selbst das, was von jenen Muskeln etwa noch in situ bleibt, ist durch den Nerven als zu den weiter abwärts gewanderten Portionen gehörig erkennbar. Schwieriger sind jene Fälle, wie bei *Echinorhinus*, wo die vorderen der unteren Vaguswurzeln sich *nicht* mit dem Hypoglossusstamm verbinden. Es ist zwar im hohen Grade wahrscheinlich, dass auch diese, wie ihre Somite, ursprünglich Fremdlinge am Kopfe waren, allein man muss einsehen, dass der Beweis dafür nicht mit derselben Sicherheit erbracht werden kann, wie dieses für die den Hypoglossusstamm bildenden Nerven möglich ist.

Eine zweite Schwierigkeit liegt in der großen Verschiedenheit der Zahl der unteren Vaguswurzeln. Welche Summe ist als das Primitive anzusehen? Man ist wohl geneigt, die größere dafür gelten zu lassen. Dann müssen bei Anderen Reduktionen eingetreten sein, die wahrscheinlich von einem Schwinden der bezüglichen Somite begleitet waren. Für das Alles bedürfen wir noch der empirischen Unterlage, und man wird daher gut thun, bei der Beurtheilung der sekundären Kopfregion die größte Zurückhaltung walten zu lassen.



dass es zur Unterscheidung einer Kopfregion dienen könnte. In den primären oder Hauptbestandtheil werden einige Metameren vom Rumpfe her aufgenommen und dadurch erfährt jener keine Minderung seiner Bedeutung, sondern bewahrt nur seine Präponderanz.

Dieser Anschluss von Metameren ist irriger Weise (FRONIER) als ein der *Phylogenese* des Kopfes zu Grunde liegender Vorgang gedeutet worden. Damit hat er gar nichts zu thun, denn dieser Körperabschnitt gewinnt seine Anlage auf eine andere Art als der Rumpf. Die in der Bildung der Kiemenspalten und Kiemebogen, sowie in dem Verhalten der echten Kopfsomite zur Muskulatur sich ausdrückende Eigenthümlichkeit, verbietet die Annahme, dass Rumpfmotameren allmählich zu wirklichen Kopfmetameren wurden und dass auf diese Art ein vorderer Körpertheil als Kopf allmählich auf Kosten des Rumpfes sich ausgedehnt habe. Damit darf nicht jener *sekundäre* Metameren-Anschluss verwechselt werden, denn bei dem Auftreten des Vorganges ist bereits am primären Kopfe eine Reduktion vorhanden, und wir haben es nicht mehr mit einem seine ursprüngliche Metamerie besitzenden Kopfe zu thun. Die bereits eingetretene Reduktion des letzteren erscheint sogar als die Bedingung jener sekundären Anschlüsse.

Die *Vergleichung mit Amphioxus* liefert für diesen Ideengang die thatsächlichen Grundlagen. Sie begründet die Annahme eines dem Kopfe der Cranioten zu Grunde liegenden älteren Zustandes, der also dadurch kein rein hypothetischer ist. Wenn *Amphioxus* auch nicht als eine *direkt* zu den Cranioten überleitende Stammform der Vertebraten gelten kann, so giebt seine Organisation doch gerade bezüglich der Cephalogenese wichtige Aufschlüsse. Denn hier liegt der niederste Zustand der Differenzirung des Kopfes vor. Als letzteren betrachtete ich (Nr. 19 pag. 300) den gesamten vorderen Abschnitt des Körpers, welcher die Kopfdarmhöhle mit den Kiemen enthält. Ich hatte damals von einer weiteren Ausführung der Vergleichung abgesehen, »da der Zustand des Kopfes von *Amphioxus* mit jenem der übrigen Wirbelthiere durch keine Übergangsformen vermittelt wird«. Solche sind auch inzwischen nicht bekannt geworden, aber die Ontogenese der Cranioten, auch jene von *Amphioxus*, hat Verbindungen erkennen lassen. Diese Anschlüsse sehe ich in den Kopfsomiten, daher ist auch ohne jene postulirten Übergangsformen eine etwas nähere Vergleichung — immer mit der oben bemerkten Reservation — ausführbar.

Bei *Amphioxus* erstreckt sich die Metamerie der Urwirbel oder So-

mite gleichmäßig über den ganzen Körper<sup>1</sup>. Bei den Cranioten ist diese Gleichmäßigkeit nicht vorhanden, am Kopfe sind Defekte und Umlagerungen aufgetreten, die wohl mit eben der Sonderung des Kopfes aus einem Amphioxus-ähnlichen, nicht aber gleichen Zustande in Connex stehen. Dass solche Somite am Kopfe vorkommen, begründet auch die Annahme eines ähnlichen Verhaltens derselben wie bei Amphioxus, indem man die Befunde bei letzterem mit jenen der Selachier-Ontogenie in Zusammenhang bringt, ist auch für die Cranioten ein Ausgangszustand mit vielen Kiemen, also eine ausgedehntere Kopfdarmhöhle vorauszusetzen, und über den Kiemen eine größere Zahl von Kopfsomiten. Die Frage, ob letztere den Kiemen entsprechen, bringen wir hier nicht zur Besprechung, da bei Amphioxus gerade in dieser Hinsicht ganz andere Verhältnisse als bei den Cranioten obwalten. Ein ähnlich wie bei Amphioxus bestehender Indifferenzzustand des Kopfes wird durch dreierlei, wohl causal unter einander zusammenhängende Vorgänge mit der Kopfanlage der Selachier zu verknüpfen sein. Diese Vorgänge sind wirkliche, nicht hypothetische Fiktionen, jeder einzelne derselben ist ontogenetisch realisirt. Den einen sehe ich in der bedeutenden Entfaltung der Sinneswerkzeuge am Kopfe, deren Auftreten das centrale Nervensystem beherrschen, und in ihm jene Veränderungen hervorbringen wird, wie sie in der Sonderung des Gehirnes und wiederum in einer Gliederung und Volumenfaltung des Gehirnes sich zeigen. Aus dieser Umwandlung entsteht wohl der größte Theil der Eigenthümlichkeiten des Kopfes, zu denen noch andere kommen mögen. Die am Gehirn ein bedeutenderes Volum ausprägenden Vorgänge können die dorsale Kopfreion nicht mehr so beweglich sein lassen wie vorher. Die im früheren Zustande aus den Kopfsomiten entstandene Muskulatur hat daher keine Bedeutung für die Bewegung dieses Körpertheiles. Sie erhält sich nur so weit als sie neuen Einrichtungen, dem Auge, sich angepasst hat. Drei Kopfsomite liefern Augenmuskeln, einige folgende Somite werden zwar noch angelegt, lassen aber keine Muskeln mehr hervorgehen. Alle übrigen, die einmal vorhanden gewesen sein mögen, gelangen nicht mehr zur Anlage.

Gleichzeitig tritt eine Ausbildung der vorderen Kiemen und deren Bogen und damit Hand in Hand eine Rückbildung und ein Schwin-

<sup>1</sup> Das in dieser Metamerie bestehende asymmetrische Verhalten ist, wie wir durch HATSCHKE wissen, ein *sekundärer* Zustand, eben so wie andere Asymmetrien. Dieses kann daher nicht als Einwand gegen die Vergleichung von Amphioxus mit den Cranioten gelten.

den der hinteren auf. Der Kopf erlangt damit eine kompensierte Form. Die Stelle eines Theiles der an seinem hinteren Abschnitte rückgebildeten Somite nehmen solche ein, die vom Rumpfe her vorwärts gerückt sind.

Aus der Umbildung der Sinnesorgane, vorzüglich des Auges, und der damit verbundenen Entfaltung des Gehirnes entspringt eine höhere Potenzirung des gesammten Organismus, und diese wird auch in der Art der Nahrungsaufnahme gegen den früheren Zustand zur Äußerung kommen. Daraus leitet sich die aktive Betheiligung der Umgebung des Mundes an jener Funktion ab, die Sonderung eines Kiemenbogens zum Kieferbogen, nachdem einmal Stützgebilde in der Wand der Kopfdarmhöhle aufgetreten sind.

Bei Amphioxus ist der als Kopf aufzufassende Körperabschnitt im primitivsten Zustand, den wir kennen. *Er wird von der gleichen Metamerie beherrscht, wie der übrige Körper und es ist keineswegs eine Branchiomerie, welche den metameren Ton angiebt* (vgl. HATSCHKE's Darstellungen [Nr. 21] auf seiner Tafel V). Die Kopfsomite und ihre Derivate sind ältere Gebilde als die Kiemen. Da es der zuerst sich ausbildende Körpertheil ist, kommt seiner Metamerie auch das höhere Alter zu, und die auf den Rumpf übergehende Metamerie leitet sich von der ersteren ab.

Bei den Cranioten ist mit den vorhin dargestellten Veränderungen die dorsale Metamerie des Kopfes verkümmert. Es gelangt schon bei den Selachiern nur eine Minderzahl von wirklichen Kopfsomiten zur Anlage, und davon gewinnen nur die drei ersten bleibende Bedeutung. In den höheren Abtheilungen ist diese Reduktion noch weiter fortgeschritten. Wer von solchen Zuständen die phyletische Cephalogenese ableiten will, gelangt natürlich zu eben so verkümmerten Vorstellungen bezüglich der Bedeutung der Kopfsomite für die Metamerie des Kopfes. Die Ontogenese des Kopfes rekapitulirt eben so wenig wie die eines anderen Körpertheiles, *alle einzelnen Phasen*, die phylogenetisch durchlaufen werden, sie giebt davon nur eine summarische Darstellung. Die Vergleichung mit niederen Befunden hat dann jene Fragmente zu ergänzen und aus ihnen den primitiven Zustand abzuleiten.

Es bleibt mir nun noch die Besprechung des gegenseitigen Verhaltens der dorsalen und der ventralen Metamerie in Vergleichung mit Amphioxus. Das was uns bei Amphioxus von der ersten Entstehung der Kiemenspalten bekannt ist, steht im Einklange mit der ersten Kiemenspaltenbildung der Cranioten und erlaubt die Gleich-



artigkeit der Anlagen auszusprechen. Die Asymmetrie der ersten Kiemenspalte giebt dafür kein Hindernis ab, da sie von anderen asymmetrischen Befunden an Kopforgane abhängig erscheint. Die Übereinstimmung der ersten Anlage scheint aber später in eine Divergenz überzugehen, und wenn wir auch die Kiemen von *Amphioxus* und jene der Cranioten für im Allgemeinen homologe Bildungen halten, so kommen in beiden doch viele Besonderheiten zum Ausdruck. Jene von *Amphioxus* entsprechen nicht mehr der allgemeinen Metamerie des Kopfes, indem die Spaltbildungen sich reicher gestalten als die durch die Somite des Kopfes ausgesprochene Metamerie. Dieses steht in Verbindung mit der Entstehung der Peribranchialhöhle und der darin liegenden Verschiedenheit von den Cranioten<sup>1</sup>. Jedenfalls wird dadurch die Beziehung der höheren Zustände auf diesen Theil der Organisation von *Amphioxus* bedenklich, und eben so bedenklich wäre die Folgerung: weil bei *Amphioxus* eine selbständige »Branchiomerie« sich entfaltet, muss sie auch den Cranioten zukommen. Das könnte vielleicht als wahrscheinlich gelten, wenn die betreffenden Verhältnisse der Cranioten dunkel wären, was sie nun nicht mehr sind. Vom ersten Metamer des Kopfes (d. h. dem zweiten Somit und dem ersten Kiemenbogen) wissen wir gewiss, dass seine Bestandtheile unter einander zusammenhängen, da die betreffende Kopflöhle in die Höhle des Kieferbogens sich fortsetzt. Vom zweiten Metamer, d. h. dem dritten Somit und dem

<sup>1</sup> Schon diese an noch tiefer stehende Formen anknüpfende Organisation von *Amphioxus* scheidet denselben von den Cranioten. Diese können nur von Formen abstammen, bei denen eine Peribranchialhöhle noch nicht besteht, wie in Larvenstadien von *Amphioxus*. An die Genese der Peribranchialhöhle knüpft sich aber ein wichtiges Verhalten der *Muskulatur*. Diese entfaltet sich von den Somiten aus in die Duplicatur des Integumentes, welche faltenartig ventralwärts wachsend, die Wand der Peribranchialhöhle bildet, und schließlich ventralen Abschluss gewinnt. Diese Muskulatur besitzt dieselbe Metamerie wie die Somite, von denen sie ausging, folglich besteht am gesammten Kopfe gleichartige metamere Muskulatur, eben so wie am Rumpfe. Die Cranioten zeigen das Muskelgebiet der Kopfsomite in dorsaler Beschränkung. Dagegen besteht die Mesodermanlage (Seitenplatten) in der Wand der Kopfdarmhöhle, und es entwickelt sich dann aus dieser, mit ihrer durch die Kiemenspalten erfolgenden Theilung in das Mesoderm der Kiemenbogen, die Muskulatur der letzteren. Eine solche Muskulatur scheint bei *Amphioxus* zu fehlen, so dass den Kiemenbogen damit ein anderer Werth zukommt. Kompensatorisch tritt die Wand der Peribranchialhöhle dafür ein, deren Muskulatur aber von den Somiten stammt. Jeder Ableitungsversuch einer selbständigen »Branchiomerie« bei den Cranioten von der selbständigen Branchiomerie des *Amphioxus* wird durch diese Verschiedenheit des mesodermalen Verhaltens illusorisch.

zweiten Kiemenbogen (Hyoidbogen) wird es ebenfalls angegeben, wenn es auch minder gesichert ist. Das vierte Somite hat jedenfalls seine Bedeutung eingebüßt, denn es entwickelt sich keine Muskulatur aus ihm. Wenn es Beziehungen zum zweiten Kiemenbogen gewonnen hat, so ist darin um so eher ein sekundärer Zustand zu sehen, als von da an den ursprünglichen Kopfsomiten nicht mehr der Werth der ersten zukommt. Jene Beziehung des vierten Somites jedoch bleibt allerdings noch ein der vollen Aufklärung harrender Punkt, für welchen andere Ursachen zu suchen sein werden, als die Annahme, dass der Hyoidbogen *zwei* Kiemenbogen entspräche (pag. 50).

Indem ich die Beziehung vorderer Somite zu Kiemenbogen, dorsaler Theile zu ventralen hervorhob, habe ich darin ein primitiveres Verhalten erkannt als an der folgenden Kopfregion, die ich als mittlere bezeichnen will. An dieser fehlt die Verbindung der Kiemenbogenhöhlen mit den Kopfhöhlen, was ich von der Reduktion der Kopfsomite ableiten möchte, und an der hinteren Kopfregion kann sie gar nicht mehr erwartet werden, da deren drei Somite wahrscheinlich sämmtlich nicht dem Kopfe angehören. Von den Beziehungen der Kopfsomite zu den Kiemenbogen besteht also nur noch vorn ein Rest. Ich betrachte das wieder als den Ausdruck großer Veränderungen, welche in der Kopfanlage der Selachier früheren Zuständen gegenüber besteht. Den Einwand aber, dass jenes an einem Metamer oder an zweien bestehende primitive Verhalten durch das Verhalten der übrigen Metameren an Bedeutung verliere, diesen Einwand weise ich damit zurück, dass hier nicht die Zahl, sondern die Sache entscheiden muss, und dass nach allen Befunden der Kopfanlage vorn die primitiveren, hinten die reducirteren Zustände vorkommen.

Wenn das metamere Verhalten des Kopfes bezüglich der Zusammengehörigkeit dorsaler und ventraler Gebilde zweifelhaft sein könnte, so wird es durch die Nerven nur bestätigt. Die bei den Haien gegebenen Einrichtungen machen das klar. Sie zeigen zweifellos primitivere Befunde als die Cyclostomen, von denen aus der AHLBORN'schen Untersuchung von *Petromyzon* (Nr. 1) ersehen werden kann, welche bedeutende Umgestaltungen Platz gegriffen haben. Indem Jener diese veränderten Verhältnisse als ursprüngliche betrachtet, gelangt er zu einer Unterschätzung der »Neuromerie«. Sie ist ihm natürlich unbequem, nachdem er einmal die absolute Selbständigkeit der dorsalen und ventralen Region des Kopfes behauptet hatte. Das kann uns nicht abhalten, die Sache zu betrachten. Von wichtigeren

Ergebnissen der ontogenetischen Forschung sei bezüglich des metameren Zustandes der Nerven nur eines zu verzeichnen: dass der Ramus dorsalis des Trigeminus, oder jetzt richtiger der Ramus ophthalmicus profundus, dem Gebiete des ersten Somites angehört, vielleicht dem Trigeminus fremd war. Er repräsentirt mit jenem Somite und mit dem Oculomotorius nach den Neueren ein erstes Kopfmeter. Ich halte diese Auffassung zwar nicht korrekt, denn dieses »Kopfmeter« ist etwas von allen Übrigen Verschiedenes, da es eines ventralen Abschnittes entbehrt, allein es kann doch zugegeben werden, dass da ein Abschnitt vorliegt. Das nach meiner Auffassung erste Meter wird durch das zweite Somit, den ersten primitiven Kiemenbogen oder den Kieferbogen gebildet, ersterem gehört der Trochlearis, letzterem der Ramus mandibularis trigemini an, von welchem der Ramus maxillaris superior nach Maßgabe der Sonderung des Oberkieferknorpels (Palato-quadratum) sich abzweigt. Das zweite Meter baut sich aus dem dritten Somite, auch noch Theilen des vierten und dem zweiten primitiven Kiemenbogen oder dem Zungenbeinbogen auf. Ihm gehören der Abducens, sowie der Acustico-facialis an. Für das dritte Meter hat das betreffende Somit (das fünfte) keine bleibende Bedeutung. Man kann desshalb nicht einmal behaupten, dass es dem dritten Bogen sicher zugehöre. Es empfängt keinen Nerven, während dem diesem Meter zukommenden Kiemenbogen (dem ersten definitiven) der Glossopharyngeus zugetheilt ist.

Es sind also drei Metameren des Kopfes durch direkte, bei ihrer Genese schon selbständige Nerven charakterisirt. Für die folgenden Metameren besteht der Vagus. Von diesen Metameren hat nur noch das erste ein Kopfsomit, wie das vorhergehende ohne Muskelerivat, also rudimentär, und für die letzten Metameren bestehen dorsale Defekte, so dass sie nur durch die ventralen Theile oder die Kiemenbogen dargestellt sind. Die Ontogenie hat für die metamere Bedeutung des Vagus nichts Großes erwiesen. Es liegen also hier die Dinge, wie sie die Anatomie zeigt. Daher gelten auch alle jene Gründe noch vollständig, die ich für die Polymerie des Vagus angegeben hatte. Wenn wir für den ersten bis dritten Kiemenbogen je einen diskreten Kopfnerven bestimmt sehen, für die letzten Kiemenbogen aber einen gemeinsamen Stamm, so liegt es nahe genug, diesen aus einer Summe von Nerven entstanden zu betrachten, aus derselben Anzahl, welche jener der von ihm versorgten Kiemenbogen entspricht. Dieser eine Grund ist hervorzuheben, andere sind in meiner Abhandlung



(Nr. 19, pag. 269 f) zu finden. Für die Polymerie des Vagus besteht aber doch eine ontogenetische Thatsache, die: dass die einzelnen Kiemenäste von der gemeinsamen Nervenleiste in weiteren Abständen abtreten, als sie später von einander entfernt sind. Es findet also noch während der Ontogenese ein Stück der Konkrescenz statt. Mit dem Vagus schließen die primitiven Kopfnerven ab. Sie besitzen, so weit sie metamerer Bedeutung sind, in der Genese etwas Gemeinsames, dass ihre Wurzeln oberhalb der Somite verlaufen, sich mit ihren Ganglien vom Ektoderm sondern (pag. 42), während die hinteren Wurzeln der spinalen Nerven unterhalb der Somite verlaufen. Aus dieser Verschiedenheit entspringt ein triftiger Grund gegen die Vorstellung, dass der Kopf successive aus dem Rumpfe hervorgegangen sei, die Kopfnerven aus Spinalnerven entstanden wären. Ich halte jene ontogenetische Thatsache daher von großer Bedeutung. Sie misst auch beiderlei Nerven einen verschiedenen Werth zu, welchem gemäß ich meine Auffassung der Kopfnerven modificeire. Diese Frage ist aber hier, wo es sich wesentlich um die Metamerie handelt, nicht weiterzuführen, zumal noch Manches für die Zusammensetzung jener Kopfnerven, namentlich bezüglich unterer (ventraler) Wurzeln unsicher ist.

Meiner früheren Darstellung gegenüber habe ich also die Annahme einer *völligen Homodynamie* der Kopfnerven mit Spinalnerven verlassen. Für Oculomotorius und Trochlearis sind die Akten noch nicht geschlossen. Den Abducens hatte ich selbst später (Nr. 20, pag. 542) dem Facialis beigezählt. Von der Trigeminiisgruppe ist dann noch der Ramus ophthalmicus profundus selbständiger als die Anatomie ihn nachweisen kann. Für die Nerven der Vagusgruppe hat sich bezüglich unserer Fragen nichts Wesentliches geändert, mit Ausnahme der unteren Vaguswurzeln, welche wahrscheinlich sämtlich nicht ursprüngliche Kopfnerven, sondern untere Wurzeln von Spinalnerven sind, die dem Kopfe sich anschlossen. Dass im Ramus lateralis des Vagus Rami dorsales desselben erkannt sind, hat für die Kopfmetamerie keine Bedeutung.

Dass der Kopf der cranioten Wirbelthiere aus einem metamer angelegten Körperabschnitte hervorging, ist durch die neueren ontogenetischen Forschungen erwiesen. Dadurch ward meiner Darstellung volle Bestätigung zu Theil, wenn auch manches Detail sich anders gestaltete. Diese Metamerie hat sich aber nur unvollständig erhalten. Sie ist zum Theil nur durch Vergleichung erschließbar, selbst bei den Selachiern, und erfährt in den

höheren Abtheilungen fernere Einbuße. Die Metamerie muss ursprünglich sowohl dorsal als auch ventral ausgeprägt gelten, denn auch hierfür sind Zeugnisse zu erkennen. Am wenigsten hat der in den Kopfsomitcn sich darstellende Theil der Metamerie sich erhalten. So weit diese zu Muskelanlagen bestimmt sind, bietet der Kopf mit der Ausbildung des Gehirns in seiner Region für die Forterhaltung einen minder günstigen Boden. Was von jenen Somiten an Muskeln hervorgeht, dient nicht der Bewegung der Metameren, sondern eines besonderen Organes, des Auges.

Die Erkenntnis der Metamerie des Kopfes giebt die Grundlage ab für die Beurtheilung des *Kopfskeletes*. Die Thatsachen der Ontogenie liegen bei den Cranioten für dieses so, dass wir an ihm einen aus Metameren bestehenden ventralen Theil, das Kiemen- oder Visceralskelet, und einen nicht metamer sich anlegenden dorsalen Theil, das Cranium, unterscheiden. Diese beiden sind schon aus dem anatomischen Verhalten unterscheidbar und zeigen bei den Selachiern die primitivsten Zustände, über welche hinaus die Ontogenie bis jetzt nichts Wesentliches gefördert habe. Nachdem aber für den Kopf noch niederere Zustände als die der Selachier erschließbar wurden, da die Anlage des Selachierkopfes sich nur theilweise im paläogenetischen Zustande ergab, theilweise als eäinogenetisch umgebildet gedeutet werden musste, so ergibt sich die Frage, in welcher Art diese Verhältnisse auf die Beurtheilung des Skeletes Einfluss besitzen.

Bezüglich des Craniums befinden wir uns in einer ungünstigeren Lage als beim Kopfe. Für diesen hat *Amphioxus* einen niederen Zustand als die Kopfanlage der Selachier ist. Beim Cranium ist Ähnliches nicht der Fall, denn *Amphioxus* besitzt eben keines, und damit fehlt das Vergleichungsobjekt eines niederen Zustandes. Wir können daher nur mit geringerer Sicherheit verfahren, indem wir die Phylogenese des Craniums vom Kopfe selbst ableiten. Da wir für den Kopf einen viel längeren Körperabschnitt als primitiveren Zustand annehmen, aus welchem jener der Cranioten durch Reduktionen und Konkrescenzen (*Vagus*) entstand, so dass also an dem hinteren Theile des Kopfes eine vollständigere und reichere Metamerie bestanden haben muss, so wird dadurch der Zustand der *Parachordalia* als ein abgeleiteter wahrscheinlich. Meine frühere Annahme, dass »*ein gegliederter Theil des Achsenskeletes*« dem Cranium zu Grunde gelegen habe, ist desshalb auch heute nicht widerlegt, wenn auch eben so wenig als früher direkte Nachweise dafür be-

stehen. Nur wenn man die Ontogenie zum exklusiven Ausgange nimmt, und das, was sie bei einem Organismus *nicht* zeigt, als auch niemals in der Phylogenese desselben vorhanden gewesen behauptet, kann man jene Vorstellung als unbegründet betrachten.

Ich glaube also die Parachordalia<sup>1</sup> als aus einem metameren Skeletabschnitte entstandene Gebilde annehmen zu dürfen. Sie bilden die erste Grundlage des Craniums. Wenn dieses an der Chorda dorsalis entstandene Knorpelgewebe nicht von vorn herein zwei einheitliche Massen vorstellt, sondern der übrigen Metamerie dieses Körpertheils folgend, ebenfalls metamer disponirt war, so entspricht dieses jedenfalls der Idee der Metamerie des Kopfes viel besser, als die Annahme, dass jene Knorpel vom Anfang an kontinuierlich waren. Die Kontinuität wäre nur dann begründet, wenn das Knorpelgewebe erst in einem späteren Zustande entstanden wäre, erst dann, nachdem der Kopf bereits sich vollständig gesondert hatte und an seinem hinteren Abschnitte bereits die mehrfach erwähnten Reduktionen besaß. Auch mit dieser Meinung wird gerechnet werden müssen, zumal sie auf die ontogenetischen Befunde sich stützen kann. Sie steht auch jener anderen nicht so sehr entgegen, denn sie setzt ja die gleiche Metamerie des Kopfes voraus und lässt damit auch dem Cranium einen polymeren Körperabschnitt, wenn auch nur virtuell, zu Grunde liegen. Die Entscheidung über diese Frage steht noch aus; denn die Ontogenie der Cranioten, so weit wir diese bis jetzt kennen, zeigt uns überall die Kopfanlage gerade in der wichtigsten Region in eänogenetischen Zuständen und verbietet dadurch die Zugrundelegung dieser Befunde für die Prüfung der Frage von der ursprünglichen Polymerie der parachordalen Knorpel.

Für das Visceralskelet kommt die gleiche Frage in Betracht, nur äußert sie ihre Bedeutung in anderer Richtung. Dass wir im Visceralskelet, in Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbögen homodyname Gebilde zu erkennen haben, gilt wohl jetzt als sicher. Aber das Verhalten dieser Bogen zu den anderen ventralen Bogen, wie sie in den Rippen vorliegen, darf noch als strittig gelten. Ich hatte zwischen diesen beiderlei Bildungen, die ich als »*centrale Bogen*« zusammenfasste, eine Homodynamie aufgestellt, »die unteren Bogen

<sup>1</sup> Alle übrigen Knorpeltheile des Craniums kommen bei der beregten Frage wenig in Betracht. Es sind spätere Bildungen, welche, wie immer sie auch in einzelnen Fällen selbständig auftreten mögen, sicher mit der Metamerie nichts zu thun haben, und wahrscheinlich auch ursprünglich von den Parachordalien ausgehen.



bieten am vorderen Theile des Körpers andere Verhältnisse als am hinteren, zeigen also eine Differenzirung« (Nr. 19, pag. 301). Damit ist also, auch bei der Annahme einer ursprünglichen Gleichwerthigkeit, das verschiedene Verhalten von mir keineswegs ignorirt. Später habe ich mich in ähnlichem Sinne geäußert. »Zwischen den Kiemenbogen und den unteren Bogen der Wirbelsäule ist eine allgemeine Übereinstimmung zu erkennen« (Nr. 20, pag. 470). Diese aufs Allgemeine sich beziehende Übereinstimmung involvirt aber zugleich Verschiedenheiten im Besonderen. Es ist mir nun vielfach zum Vorwurfe gemacht worden, dass ich durch Aufstellung jener Homodynamie die Kiemenbogen den Rippen für äquivalent erklärte. Die auch mir nicht so ganz unbekannt gebliebenen Verschiedenheiten zwischen Rippen und Kiemenbogen sollten die Richtigkeit des mir gemachten Vorwurfes erhärten.

Dass Rippen und Visceralbogen verschieden seien, ward von mir niemals in Abrede gestellt. Die Anatomie zeigt sie verschieden von einander, und die Ontogenie lehrt dasselbe, indem sie nichts Neues hinzubachte. Von diesem Standpunkte aus wäre also die ältere Anschauung festzuhalten. Man müsste sich dem zufolge vorstellen, dass die Visceralbogen und die Rippen erst nach erfolgter Sonderung des Kopfes entstanden, so dass das gesammte Skelet eine relativ späte Bildung sei. Ich gebe zu, dass man zu dieser Annahme einiges Recht hat. Aber es bestehen doch Gründe, welche die Sachlage jener Skeletgebilde nicht so ganz einfach erscheinen lassen. Demnach wird man versuchen dürfen, ob nicht ein anderer Weg doch zu anderer, einheitlicherer Auffassung führe. Ich hatte früher die Homodynamie jener unteren Bogenbildungen, und das sind ja doch beide, aus der Vergleichung des Craniums mit der Wirbelsäule gefolgert. Wenn das Cranium einer Summe von Wirbeln entspricht, so werden die Bogen des Visceralskeletes den Rippen ähnliche Bildungen sein, und indem ich die Rippen als »Abgliederungen« von der Wirbelsäule ansah, ergab sich dieselbe Vorstellung auch für die Visceralbogen in Bezug auf das Cranium. Die Ausbreitung unserer ontogenetischen Erfahrungen gestattet jetzt jener Deutung noch andere Grundlagen zu geben. Wir gewinnen sie zunächst aus der Vergleichung mit Amphioxus.

Während ich oben an verschiedenen Stellen betonte, dass der Kopf der *Cranioten*, ontogenetisch betrachtet, schon in seiner Anlage vom Rumpfe gesondert ist, und ein successiver Übergang von Rumpfmetameren in den Aufbau des Kopfes nicht nachgewiesen

werden kann, so habe ich damit zugleich die primäre Kopfanlage von den sekundär ihr zukommenden Rumpfsomiten scharf trennen wollen. Das erforderte der sehr verschiedene Werth der betreffenden Somite. Bei den *Acraniern* dagegen ist in gewissen Stadien jene Verschiedenheit noch nicht vorhanden (vgl. HATSCHKE). Der gesammte Körper verhält sich in Bezug auf seine Metamerie *gleichmäßig*, wenn man davon absieht, dass am Hinterende noch Metameren angelegt werden. In solchen Stadien wird fast der gesammte Körper nur durch *den* Abschnitt, welcher später die Kopfdarmhöhle enthält, dargestellt, also durch die Kopfanlage, oder auch nur einen Theil derselben. Vor der Entstehung der ersten Kiemenspalte ist *aber jener Abschnitt noch gar nicht unterscheidbar*, in so fern wir die Kopfanlage durch die Kopfdarmhöhle, und diese wieder durch die Kiemenspalten charakterisirt sein lassen. Indem dieses Verhältnis der gleichartigen Metamerie sich über den gesammten Körper erstreckt, wird bei *Amphioxus* erst mit dem Auftreten der Kiemenspalten (und dem was sonst damit verknüpft ist) Kopf- und Rumpftheil des Körpers gesondert. Auf Kosten des Rumpfes, der terminal weiter wächst, werden mit der Vermehrung der Kiemen neue Gebiete dem Kopfe zugeführt. Wir sehen darin eine Einheit der Körperanlage, der spätere Kopftheil ist der zuerst angelegte und ausgebildete. Rumpf bleibt das, was von jener Anlage nicht zum Kopfe verwendet wird, mit dessen Entstehung erst der Gegensatz beider Körperabschnitte hervortritt. Von solchen primitiven Befunden erscheint auch noch bei den Cranioten Manches, wenn auch bereits in modificirtem Verhalten. Ich zähle hierher die Kopfsomite, dann das Kopfeölom, welches einen Abschnitt des Körpereöloms vorstellt. Eine solche zum größten Theile (mit Ausschluss der Pericardialhöhle) gar keine Bedeutung für den späteren Zustand des Kopfes besitzende Einrichtung, wie das Kopfeölom, spricht deutlich genug für die ursprüngliche Zugehörigkeit zum Rumpf.

Hat man sich daraus die Vorstellung einer primitiven Übereinstimmung des zum Kopfe bestimmten Körperabschnittes und des Rumpfes gemacht, und damit für den *gesammten Körper* eine einheitliche Auffassung gewonnen, so ist es nicht schwer, von diesem Standpunkte aus auch die Skeletgebilde zu beurtheilen. Die Ontogenese von *Amphioxus* ist hier von größter Bedeutung.

Es fragt sich nun ob Gründe bestehen, welche das Auftreten der ersten Skeletgebilde in diesem weit zurückliegenden Stadium wahrscheinlich machen. Ist dieses der Fall, so werden die Skelet-

theile gleichfalls von jenem Gesichtspunkte der Homodynamie zu betrachten sein. Die Ontogenie vermag auch in jener Richtung nichts zu begründen. Wir haben in dieser Abhandlung vielfach auf die Sehranken hingewiesen, die jene unserer Erkenntnis setzt. Schon dadurch, dass sie alle Visceralbogen in dem ihnen später zukommenden Zustande auftreten lässt, in der gleichen Zahl und in derselben Form, beweist, wie wenig man von der Ontogenese erwarten darf. Desshalb kommt auch deren Zeugnis, wo sie als negative Instanz auftritt, nur geringe Geltung zu.

Wir müssen deshalb nach einer anderen Seite uns umsehen, und wenden uns zur Vergleichung. Diese muss ich mit den Rippen beginnen. Meine Auffassung dieser Skelettheile als Abgliederungen von der Wirbelsäule ward von einer ganzen Anzahl von Forschern bestritten. Sie zeigten, dass die Rippen *ontogenetisch* selbständig seien, was von mir gar nicht in Abrede gestellt war! Ich hatte die *Phylogenese* im Sinne, und stützte meine Auffassung auf das Verhalten der unteren Bogen in der Schwanzregion der Ganoiden. Dass *dieselben* Gebilde, welche am Rumpfe Rippen vorstellen, im Schwanze mit den Wirbeln einheitliche untere Bogen seien, ward nicht widerlegt. Aus jenem Verhalten im Konnex mit Anderem folgerte ich die phyletische Entstehung der Rippen als Abgliederungen vom Achsenskelet. Diese Auffassung hat inzwischen auch noch ontogenetische Begründung erhalten (GRASSI). Dass die Rippen als durchaus selbständige, von der Wirbelsäule unabhängige Gebilde entstanden seien, die erst später mit der Wirbelsäule Fühlung gewonnen hätten, wird wohl Niemand behaupten. Ich finde also meiner Auffassung nichts im Wege stehend. Sie kann das phyletische Entstehen der Rippen aus Apophysen der Wirbel erklären, während die andere Ansicht eine Art von »Generatio aequivoca« postuliert und damit nichts erklärt.

Von dieser Auffassung der Rippen ausgehend gelangt man am Kopfe zu ähnlichen Vorstellungen für das Visceralskelet. Indem wir oben die Wahrscheinlichkeit darlegten, dafür, dass dem Cranium eine Anzahl von Metameren zu Grunde läge, die mit jenen am Rumpfe übereinkamen, ist es nicht sehr gewagt, auch ventrale Skeletbildungen des Kopfes als ursprünglich von jenen in das Cranium übergegangenen Gebilden entstanden zu betrachten. Dass an diesen andere Verhältnisse auftreten als am Rumpfe, versteht sich aus den in Vergleichung mit dem Rumpfe geänderten Verhältnissen. Jene Bogen bleiben mit den Abkömmlingen der Seitenplatten in Verbindung, da die am Rumpfe aus den Somiten entstehenden, hier



auch ventral auswachsenden Muskelplatten am Kopfe größtentheils abortiv werden, keinenfalls aber in die ventrale Region sich erstrecken. Alle andern Differenzen, wie die Lage in der unmittelbaren Nähe der Kopfdarmwand, oder das Verhalten zu den Kiemengefäßen, und Anderes, was man dieser Art dagegen aufgeführt hat, ist von untergeordneter Bedeutung.

Indem ich der Meinung bin, dass man die Visceralbogen als untere Bogen betrachten könne, welche wahrscheinlich von Kopfwirbeln aus ihre Entstehung nahmen, und sie damit den Rippen für homodynam halte, muss ich einer irrigen Vorstellung begegnen. Ich halte die Visceralbogen nicht für frühere Rippen, eben so wenig als ich die Rippen für gewesene Visceralbogen halte! Desshalb bediente ich mich zum Ausdrucke der Homodynamie der Bezeichnung »untere Bogen«. Diese fanden, bei gleichartiger Entstehung von Wirbeln aus, verschiedenartige Bedingungen ihrer ferneren Existenz und gingen demgemäß in differente Gebilde über. Diese *Verschiedenartigkeit* ist von jener beherrscht, welche die Sonderung der Kopfanlage der des Rumpfes gegenüber darbietet.

Die Ableitung dieser Bogenbildungen von anderen Skeletgebilden entspricht einer Betrachtungsweise des Wirbelthierskeletes, welche sich auf viele vergleichend-anatomische Einzelerfahrungen stützt. Aus solchen geht hervor, dass viele ontogenetisch diskret entstehende Skelettheile nicht durch solche isolirte Knorpelentwicklung aufgebaut, phylogenetisch entstanden sind, sondern nur durch Gliederung ursprünglich einheitlicherer und damit einfacherer Bildungen. Der Hyoidbogen der Ilaie besteht aus zwei Stücken, welche wahrscheinlich selbst aus einem einzigen sich bildeten. Von diesen beiden finden wir an der Stelle des unteren ein mehrmalig gegliedertes Stück, von dem wir annehmen müssen, dass es nicht durch Zutritt neuer Theile, sondern durch eine Sonderung des alten einheitlichen entstand. Solcher Beispiele wären viele anzuführen. Die Ontogenie giebt diese Verhältnisse als direkt zu beobachtende Vorgänge nur in seltenen Fällen kund, so z. B. in der Genese des Sternum von den Rippen. An diesem jüngsten Bestandtheil des Wirbelthierskeletes ist der phylogenetische Weg noch erkennbar, der bei der Mehrzahl der älteren Skeletgebilde in der Ontogenese schon zerstört ist. Wir vermögen ihn dann nur durch die Vergleichung zu ersetzen.

Dieses mag meine Auffassung des Visceralskeletes näher erläutern. Sie ist auf Analogieschlüsse gestützt, und soll für die Betrachtung jener Theile neue Gesichtspunkte bieten. Ob sie fester begründet

werden kann, wird die Zukunft lehren. Die Entscheidung über diese Frage wird uns so lange vorenthalten bleiben, als die Kluft besteht, welche *Amphioxus* von den Cranioten trennt. Auch die Frage, ob in den dem Kopfe zu Grunde liegenden Metameren knorpelige Wirbel sich anlegten, oder ob die erste Anlage des Skeletes erst später erfolgt, kann durch die gegenwärtige Kenntniss der Cranioten nicht gelöst werden, da deren Kopf schon in seinem ersten Zustande *viele cänogenetische Momente birgt*.

Bleibt somit die Phylogenese des Kopfskeletes auch unsicher<sup>1</sup>, so ist doch die Entstehung des Kopfes selbst aus einer Anzahl von Metameren zu einer Thatsache geworden. Da diese Metamerie sich längs der Chorda erstreckt, in gleicher Weise wie am Rumpfe zuerst durch »Urwirbel« ausgesprochen, ist es gerechtfertigt diesen ältesten Theil des Kopfes von dem späteren, *vor* der Chorda entstehenden zu unterscheiden. Diese Unterscheidung überträgt sich auch auf das Cranium, dessen chordaler Abschnitt den segmentirten, wenn auch nicht nachweislich diskrete Wirbelanlagen besitzenden Theil des Kopfes umfasst. Es ist zweifellos potentiell ein »vertebraler Abschnitt«, wie ich ihn nannte, um damit den Gegensatz zum vorderen Abschnitte auszudrücken, in welchem keine Metamerie angelegt wird. Wenn jener vertebrale Abschnitt in der cänogenetischen Kopfanlage der Cranioten durch Bestandtheile einiger Rumpfmeteren noch Zuwachs empfängt, so geht dieser in dem Vorhandenen auf, und selbst wenn knorpelige Wirbel, wie vielleicht bei Selachiern, sich anschließen, so bleiben solche in höheren Abtheilungen nicht mehr erhalten. Sie fallen einer Region zu, in welcher im Laufe der Phylogenese des Kopfes viel zahlreichere Metameren ihren Untergang fanden.

Indem die alte »Wirbeltheorie« des Schädels sich zu einer Metamerentheorie des Kopfes gestaltete, hat sie sich der letzteren

---

<sup>1</sup> Man kann dem Versuche der Ermittlung der Phylogenese eines Organs nicht die Berufung auf die ontogenetischen Thatsachen als etwas Gleichwerthiges, oder gar als etwas Höheres, weil auf Thatsachen Gestütztes, gegenüberstellen. Auch die Phylogenie geht von Thatsachen aus, wenn sie nicht reine Spekulation sein will. Sie sucht aber für die Thatsachen Erklärungen. Mit Bezug auf das Visceralskelet stelle ich die Selbständigkeit von dessen Ontogenese nicht im mindesten in Abrede, ich finde nur in dieser Selbständigkeit etwas Auffallendes, da sie bei anderen ventralen Skeletbildungen als erworben nachweisbar ist. Daher der Versuch der Ableitung, und damit einer Erklärung, welche bei der anderen Auffassung *nicht* versucht wird. Dies der Unterschied von beiderlei Auffassungen.

untergeordnet. Die »Wirbeltheorie« des Schädels wollte an diesem Skelettkomplexe die Übereinstimmung mit der Wirbelsäule ermitteln, um damit zugleich den Kopf seiner Fremdartigkeit dem Rumpfe gegenüber zu entkleiden. So wenig deutlich jene Aufgabe auch formulirt war, so lag sie doch jenen Bestrebungen implicite zu Grunde. Jedenfalls barg sie das Endziel. Dieses ist erreicht worden. Die Ontogenie hat bestätigt, was die Vergleichung der anatomischen Thatsachen ergeben hatte. Sie hat sehr Wichtiges zu Tage gebracht, Manches genauer ermittelt, Anderes modificirt. Aber sie zeigte auch bald die Grenze ihrer Erfahrungen. Durch die Vergleichung konnten diese weiter hinausgerückt werden, und gerade für die fundamentalen Fragen zeigte die Vergleichung sich eben so unentbehrlich, wie es für diese die Ontogenie ist.

### Litteraturverzeichnis.

- 1) FR. AHLBORN, Über den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XL. pag. 286.
- 2) ——— Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XL. pag. 309.
- 3) P. ALBRECHT, Sur les Spondylocentres épipituitaires du crâne. Bruxelles 1884. pag. 31.
- 4) ——— Über Existenz oder Nichtexistenz der RATHKE'schen Tasche. Biolog. Centralblatt. Bd. IV.
- 5) M. BALFOUR, A Monograph of the development of elasmobranch fishes. London 1878.
- 6) ——— Handbuch der vergleichenden Embryologie. Zwei Bände, übersetzt von Dr. B. VETTER. Jena 1880.
- 7) J. BEARD, The System of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsidae. Quarterly Journal of microscop. Science. Nov. 1885. Sep.
- 8) J. BLAUE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Archiv für Anatomie. 1884. pag. 231.
- 9) G. BORN, Über den inneren Bau der Lamprete. HEUSINGER's Zeitschrift für organische Physik. Bd. I. 1826.
- 10) G. BÜCHNER, Mémoire sur le système nerveux du Barbeau (*Cyprinus barbus* L.). Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Strasbourg. T. II. 1835.
- 11) A. DOERN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. III.
- 12) ——— Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Ebenda. Bd. VI. 1886. pag. 1.
- 13) ——— Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IX. X. Ebenda.
- 14) A. FRÖRIER, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierkopfes. Archiv für Anatomie. 1882. pag. 279.



- 15) A. FROEYER, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühner-Embryonen. Archiv für Anatomie. 1883. pag. 177.
- 16) ——— Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis. Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. 1885. pag. 177.
- 17) ——— Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus. Ebenda. 1883. pag. 69.
- 18) C. GEGENBAUR, Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschr. Bd. VI. pag. 497.
- 19) ——— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft. Leipzig: 1872.
- 20) ——— Grundriss der vergleichenden Anatomie. II. Auflage. Leipzig 1878.
- 21) B. HATSCHKE, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. IV. Heft 1.
- 22) E. VAN BENEDEN et CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Archives de Biologie. T. VI. fasc. II.
- 23) WM. H. JACKSON and WM. BR. CLARKE, The brain and cranial Nerves of Echinorhinus spinosus. Journal of anatomy and physiology. Vol. X.
- 24) A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.
- 25) ——— Eine Antwort an Herrn ALBRECHT in Sachen der Entstehung der Hypophysis und des spheno-ethmoidalen Theiles des Schädels. Biolog. Centralblatt. Bd. V. pag. 11.
- 26) C. KUPFFER, Primäre Metamerie des Neuralrohres der Vertebraten. Sitzungsberichte der k. bair. Akademie. Bd. XV. pag. 469.
- 27) A. F. J. C. MAYER, Nova acta physico-med. Acad. caesareae Leopold. Carolinae. Vol. XVI. pag. 681.
- 28) MILNES MARSHALL, The Morphology of the vertebrate olfactory organ. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XIX. New Serie. London 1879. pag. 300.
- 29) ——— The head cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XXI. New Series. London. pag. 71.
- 30) ——— The segmental value of the cranial nerves. Journal of anatomy and physiology. Vol. XVI. pag. 305.
- 31) MILNES MARSHALL and W. B. SPENCER, Observations on the cranial nerves of Scyllium. Quarterly Journal of microscop. science 1881 and Studies from the Biological laboratories of the Owens College. Vol. I. 1886.
- 32) R. NEUNER, Über angebliche Chordarreste in der Nasenscheidewand des Rindes. Diss. München 1886.
- 33) ONODI, Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Internationale Monatschrift für Anatomie und Histologie. Bd. III. Heft 9.
- 34) W. K. PARKER, On the structure and development of the Skull in the Salmon. Transact. Royal Soc. London 1873. pag. 95.
- 35) ——— On the structure and development of the Skull in Lacertilia. Transact. Roy. Soc. London 1879. pag. 595.
- 36) ——— On the development of the Skull and its Nerves in the green Turtle. Proceedings Royal Soc. London. Vol. XXVIII. pag. 329.
- 37) ——— On the structure and development of the Skull in Sharks and Skates. Transactions of the zoological soc. Vol. X. London 1879. pag. 189.
- 38) W. K. PARKER and G. T. BETTANY, Morphology of the Skull. London 1877.
- 39) E. ROSENBERG, Untersuchungen über die Occipitalregion des Craniums und den proximalen Theil der Wirbelsäule. Eine Festschrift. Dorpat 1884.
- 40) ——— Sitzungsberichte der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft. Jahrg. 1886.

- 41) W. B. SCOTT, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII.
- 42) SALENSKI, Entwicklungsgeschichte des Sterlet (*Acipenser ruthenus*). In russischer Sprache. Kasan 1878.
- 43) A. SCHNEIDER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1878.
- 44) M. SCHULTZE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich der Struktur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Halle 1862.
- 45) SCHWALBE, Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. Bd. XII.
- 46) H. STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
- 47) — Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Auflage. Berlin 1854.
- 48) PH. STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelschädels. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXXIII.
- 49) — Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXXVI. pag. 68.
- 50) — Festschrift zur dritten Säkularfeier der Alma-Julia-Maximiliana, gewidmet von der med. Fakultät Würzburg. Leipzig 1882. Bd. II. pag. 71.
- 51) B. VETTER, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. I. Th. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII.
- 52) — II. Theil. Ebenda. Bd. XII.
- 53) J. F. VAN BEMMEL, Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mittheilungen der Zoolog. Stat. in Neapel. 1885. VI. Bd. 2. Heft.
- 54) C. VOGT, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Solothurn 1842.
- 55) — Embryologie des Salmones. Neuchatel 1845.
- 56) R. WIEDERSHEIM, Das Gehirn von *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri* mit besonderer Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XIV.
- 57) — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Zwei Theile. Jena 1882. 2. Auflage 1886.
- 58) J. W. VAN WIJHE, Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Archiv f. Zoologie. Bd. V. Heft 3. 1882. Übersetzung einer 1880 erschienenen holländ. Dissertation. (Sep.)
- 59) — Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Seelachierkopfes. Natuurk. Verhandelingen Koninkl. Akademie. Amsterdam. Deel XXII. 1882. (Sep.)

# Über die Arterienbogen der Wirbelthiere.

Briefliche Mittheilung an den Herausgeber

von

**J. E. V. Boas.**

---

Mit Tafel I.

---

Die Angelegenheit, über welche ich mir heute einige Bemerkungen zu machen erlaube, interessirt mich schon von jenen Tagen an, als ich unter Ihren Auspicien in Heidelberg meine Abhandlungen über die Arterienbogen der Dipnoer und der Amphibien ausarbeitete; was ich jetzt schreibe, ist so zu sagen eine Fortsetzung von Gesprächen mit Ihnen im Jahre 1879.

Die Sache ist folgende. Bei den Amphibienlarven, sowie bei *Ceratodus*, *Polypterus* und *Amia*, finden sich vier Arterienbogen-Paare, welche dem dritten bis sechsten Visceralbogen entlang laufen, und von welchen das letzte Paar die Lungenarterien abgiebt. Bei ganz jungen Larven von *Bombinator* sind außerdem noch zwei weiter vorn liegende Arterienbogen-Paare nachgewiesen, welche den beiden vordersten Visceralbogen — Kiefer- und Hyoidbogen — entlang laufen; ähnliche sind ohne Zweifel auch bei anderen Amphibien und bei den genannten Fischen im jüngeren Zustande vorhanden (der zweite derselben findet sich noch beim erwachsenen *Polypterus*: Kiemendeckel-Arterie). Das sei nun wie ihm wolle, sicher ist, dass die Lungenarterie bei den genannten Formen aus dem Arterienbogen des sechsten Visceralbogens entspringt. Der erste und zweite Arterienbogen der Larve (resp. dem dritten und vierten Visceralbogen angehörend) bilden sich bekanntlich resp. zu den Carotiden und zu den Aortenbogen s. str. aus; der dritte Arterienbogen (der des fünften Visceralbogens) bildet sich bei den normalen Am-



phibien gewöhnlich zurück, so bei Rana, bei Triton, häufig bei Salamandra, bei welcher er jedoch auch persistiren kann.

Es lag mir nahe, als ich diese Untersuchungen verfolgte, auch Blicke nach den Amnioten hinaus zu werfen; hatte ja eben die Darstellung der Umwandlungen der primitiven Arterienbogen bei den Amnioten in Ihrer Vergleichenden Anatomie den tiefsten Eindruck auf mich gemacht, als ich mich seiner Zeit als Student durch den betreffenden Abschnitt Ihres Buches arbeitete. Bei den Amnioten waren aber damals nur fünf primitive Arterienbogen bekannt, von welchen der erste dem Kieferbogen, die folgenden dem Hyoid- und dem dritten bis fünften Visceralbogen entlang verlaufen sollten. Wenn diese herkömmliche Darstellung richtig wäre, würde der dritte, vierte und fünfte primitive Arterienbogen der Amnioten resp. dem ersten, zweiten und dritten Arterienbogen meiner Amphibienlarven entsprechen. Das passte nun für die beiden ersten der genannten Bogen sehr gut; denn aus dem dritten und vierten primitiven Arterienbogen entwickeln sich bei den Amnioten eben dieselben Gefäße wie aus dem ersten und zweiten Arterienbogen der Amphibienlarven, nämlich resp. die Carotiden und die Aortenbogen.

Anders mit dem letzten der primitiven Arterienbogen der Amnioten (Nr. 5). Wenn die herkömmliche Darstellung richtig wäre, müsste dieser Bogen dem dritten der Amphibienlarven entsprechen: aus Nr. 5 sollte aber die Lungenarterie der Amnioten entspringen, während die Lungenarterie der Amphibien aus dem vierten Arterienbogen der Larven, dem Arterienbogen des sechsten Visceralbogens entspringt (eben so bei *Ceratodus*, *Polypterus*, *Amia*). Dass die Lungenarterie bei den Amphibien aus einem, bei den Amnioten aus einem anderen Arterienbogen-Paare entspringen sollte, schien mir aber nicht recht wahrscheinlich — und Sie waren, wie ich mich noch deutlich erinnere, hierin ganz einverstanden —: und ich erlaubte mir desshalb die Vermuthung zu äußern, dass die Untersucher einen zwischen dem vierten und dem angeblichen fünften primitiven Arterienbogen liegenden Bogen übersehen hatten, dass mit anderen Worten der angebliche fünfte der primitiven Arterienbogen der Amnioten in der That ein sechster Arterienbogen war, unter welcher Voraussetzung eine komplette Homologie der Pulmonalarterien der Amphibien und der Amnioten sich ergeben würde. Entsprechende schematische Figuren wurden schon damals gezeichnet und Ihnen vorgelegt; von einer Publikation meiner Hypothese wurde aber vor der Hand abgesehen.

Der Gedanke hat mich auch später hin und wieder beschäftigt: es ist mir so zu sagen peinlich gewesen, dass hier ein Riss in diesem schönen Kapitel der vergleichenden Anatomie sein sollte, und ich hatte mich endlich dazu entschlossen gelegentlich die Frage wenigstens beim Hühnchen zu prüfen, musste aber durch Anderweitiges in Anspruch genommen, die Sache auf unbestimmte Zeit verschieben.

Ich wurde desshalb nicht wenig erfreut, als ich kürzlich einen Artikel von VAN BEMMELLEN<sup>1</sup> las, in welchem dieser Verfasser die sehr wichtige Mittheilung bringt, dass er bei *Lacerta*, *Tropidonotus* und dem Hühnchen nicht fünf sondern sechs primitive Arterienbogen aufgefunden habe, von welchen der fünfte sich frühzeitig rückbildet, während der sechste zur Lungenarterie wird — das heißt: meine Vermuthung, dass die älteren Verfasser den wirklichen fünften Arterienbogen übersehen hatten, und dass der angebliche fünfte in der That der sechste war, hat sich für die Reptilien und Vögel durchaus bestätigt; die Homologie der Lungenarterien dieser Thiere und der der Amphibien ist demnach komplett.

Der Riss ist somit wesentlich geheilt; übrig bleiben nur noch die Säugethiere, bei welchen noch immer der fünfte Arterienbogen zu entdecken ist. Dass ein solcher auch hier vorhanden ist, dass der angebliche fünfte auch hier in der Wirklichkeit den sechsten repräsentirt, daran kann ich jetzt nicht mehr zweifeln, und hoffentlich wird uns recht bald die Mittheilung gebracht werden, dass auch dieser entdeckt worden ist.

Unter dieser Voraussetzung gestalten sich die Verhältnisse der Arterienbogen bei den mit Lungen versehenen Wirbelthieren sehr einfach und zwar folgendermaßen: Es werden im Fötalzustande sechs Arterienbogen jederseits angelegt, von welchen die beiden ersten dem Kiefer- und Hyoidbogen angehörenden fast immer frühzeitig zu Grunde gehen; nur bei *Lepidosteus* und *Polypterus* persistirt der zweite derselben. Die übrigen, der dritte bis sechste Bogen, persistiren sämmtlich bei den Knochenganoiden, Dipnoern, Teleostiern und bei einigen Amphibien; bei anderen Amphibien geht aber der fünfte Bogen am Schluss des Larvenlebens gänzlich zu Grunde und dasselbe ist auch bei allen Amnioten schon während des Fötallebens der Fall. Das dritte Bogenpaar wird bei den Amphibien sowie bei den Amnioten zu den Carotiden, das vierte Bogenpaar (oder, bei Vögeln und Säugethieren, nur der eine Bogen des vierten Paares) bildet die

<sup>1</sup> In: Zoolog. Anzeiger. 1886. pag. 532 und 546.

Aorta, das sechste die Lungenarterien. Überhaupt entspringt die Lungenarterie immer bei den Wirbelthieren vom sechsten Arterienbogen — mit alleiniger Ausnahme von *Lepidosteus* und den Teleostiern, bei welchen ein der Lungenarterie der übrigen entsprechendes Gefäß fehlt (die Gefäße der Lunge, alias Schwimmblase, haben anderweitige Verbindungen eingegangen).

Obgleich ich mir wohl bewusst bin, dass die obigen Bemerkungen kaum etwas enthalten, was nicht Jedermann, welcher auf den betreffenden Gebieten einigermaßen zu Hause ist, sich selbst sagen könnte, glaube ich dennoch, dass es nicht ganz unnütz sein würde, wenn Sie denselben nebst den beigefügten Schemata einen bescheidenen Platz in dem Jahrbuch gönnen würden.

Kopenhagen, 14. Nov. 1886.

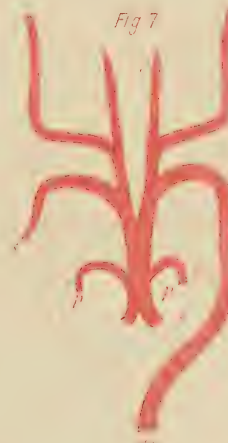
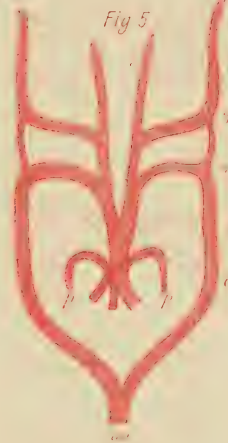
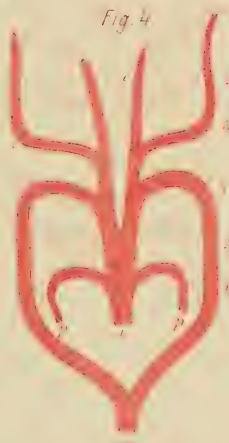
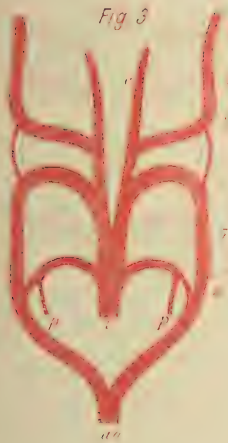
## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

Schemata (Motiv nach RATHKE) der Arterienbogen verschiedener Wirbelthiere, in den Umriss der primitiven Bogen eingezeichnet. — 1—6 die sechs primitiven Arterienbogen, *ao* Aorta, *b* Ductus Botalli, *b'* Ligamentum Botalli, *c'* Carotis externa, *c''* Carotis interna, *s* Arteria subelavia, *t* Truncus arteriosus.

- Fig. 1. *Ceratodus*.  
 - 2. *Salamandra*.  
 - 3. *Triton*.  
 - 4. *Frosch*.  
 - 5. *Eidechse*.  
 - 6. *Vogel*.  
 - 7. *Säugethier*.







# Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische.

Von

**Dr. Ferdinand Hochstetter,**

Prosektor am I. anatomischen Institut in Wien.

---

Mit Tafel II—IV und 7 Holzschnitten.

---

## Einleitung.

Gelungene Injektionsversuche des Venensystems bei den nackten Amphibien hatten mich dazu geführt, dem Gegenstande meine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

In den Hand- und Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie fand ich nur äußerst wenig über das Venensystem der Amphibien erwähnt und, wie ich später fand, war auch das Wenige zum Theil unrichtig. Ich studirte nun die einschlägige Litteratur und fand, dass allerdings vielfach recht genaue Angaben, wie die von HYRTL über *Hypocthon Laurentii*, von RUSCONI über *Salamandra maculosa* etc. vorliegen, dass aber trotzdem ein genaueres Studium des Venensystems der Amphibien gewiss manches neue und interessante Ergebnis liefern müsste. Indem ich mich immer mehr in den Gegenstand vertiefte, erschien es mir wünschenswerth, mich auch über das Venensystem der Fische und das, was in der Litteratur darüber bekannt war, genauer zu orientiren.

Hier stieß ich nun auf eine große Lücke. Über das Venensystem und insbesondere über die Cardinalvenen und das Nierenportadersystem der Knochenfische fand ich sehr genaue Angaben



bei HYRTL und die Arbeit JOURDAINS über das Nierenpfortadersystem erschöpften ihren Gegenstand mit Rücksicht auf die Selachier und Teleostier ziemlich vollständig. Auch das Venensystem der Cyclostomen wurde, wie es scheint, in erschöpfender Weise von RATHKE, RETZIUS und JOHANNES MÜLLER untersucht und beschrieben.

Über das Venensystem der Selachier aber fand ich, abgesehen von den Beobachtungen, welche JOURDAIN über ihr Nierenpfortadersystem mittheilte, keinerlei Angaben in der Litteratur verzeichnet. Dieser Umstand veranlasste mich, eine Reihe von Formen der Elasmobranchier, so weit mir solche an der Zoologischen Station in Triest zur Verfügung gestellt werden konnten, auf ihr Venensystem eingehend zu untersuchen. Erst spät, nachdem ich schon mit meinen Untersuchungen fast zu Ende war, fiel mir ein Verzeichnis sämtlicher Arbeiten von ROBIN in die Hände, in welchem ich die Titel einer Reihe von Arbeiten vorfand, die auf den Gegenstand meiner Untersuchungen Bezug hatten. Leider war es mir trotz vieler Anstrengungen unmöglich, sämtliche einschlägige Arbeiten ROBIN's zu erhalten und manche meiner Befunde dürften bereits viel früher von ROBIN beschrieben worden sein; wo mir jedoch, wie z. B. über Raja die Angaben ROBIN's bekannt wurden, habe ich dies ausdrücklich erwähnt. Da jedoch die Arbeiten ROBIN's in der Litteratur keine Berücksichtigung gefunden haben, schien es mir wünschenswerth, das, was ich über das Venensystem der Selachier gefunden habe, des Eingehenderen mitzutheilen auch auf die Gefahr hin, manches von dem genannten Forscher bereits Gefundene zu wiederholen, um so mehr, als mir die Verhältnisse des Venensystems bei den Elasmobranchiern für die Erklärung der gleichen Verhältnisse bei den Amphibien wichtige Anhaltspunkte zu bieten scheinen.

Der Aufenthalt am Meere bot mir auch ziemlich reichliche Gelegenheit, das Venensystem der Teleostier zu studiren, doch stimmte das, was ich fand, so ziemlich mit den bereits vorhandenen Angaben, und so waren diese Untersuchungen mehr dazu angethan, mir als Kontrolle für die Richtigkeit der Angaben Anderer zu dienen.

Bei diesen Untersuchungen hatte ich mein Hauptaugenmerk nur auf bestimmte Theile des Venensystems gerichtet, nämlich auf die hinteren Cardinalvenen und die mit ihnen direkt oder indirekt zusammenhängenden Venenstämme bei den Fischen und auf die hintere Hohlvene und die Pfortader bei den Amphibien, und wie die scheinbar so grundverschiedenen Gefäße die Cardinalvenen und die Hohlvenen von einander abzuleiten wären. Bald aber, nachdem ich

mit den Verhältnissen, wie sie das Venensystem bei den Fischen darbot, genauer bekannt geworden war, sah ich das Fruchtlöse meiner Bemühungen ein, aus der einfachen Vergleichung der ausgebildeten Formen des Venensystems bestimmte Schlüsse ziehen zu können. Ich begann nun auch die Entwicklung des Venensystems bei den Amphibien, dann aber auch bei den Selachiern und Teleostiern zu verfolgen.

Über die Entwicklung des Venensystems bei den Amphibien finden sich allein ausführliche Angaben bei GOETTE über die Verhältnisse bei Bombinator, welche speciell die Frage der Hohlvenenbildung in ausführlicher und richtiger Weise behandeln, und eine Angabe bei RUSCONI die Dotterdarmvene bei *Salamandra maculosa* und ihre Weiterentwicklung betreffend. Über die Entstehung der übrigen Venenstämme bei den Urodelen war jedoch nichts bekannt und ich begann daher die Entwicklung des Venensystems an Embryonen von *Salamandra atra*, welche mir wegen des geringen Nahrungsdotters für diese Zwecke sehr geeignet erschienen, zu untersuchen, zugleich kontrollirte ich jedoch auch die Angaben GOETTE's an Embryonen und Larven von *Rana*, wo ich die Verhältnisse mit denen bei Bombinator beschriebenen übereinstimmend fand. Die erste Entwicklung der Venenstämme bei den Elasmobranchiern wurde von BALFOUR untersucht und beschrieben und ich konnte mich von der Richtigkeit seiner Angaben überzeugen, untersuchte aber auch ältere Elasmobranchierembryonen mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung der Venenstämme.

Die Entwicklung des Venensystems der Teleostier wurde nur für eine einzige Form (*Coregonus Palea*) von VOGT durchgeführt, alle übrigen Arbeiten von RATIKKE, BAER, LEREBoullet beziehen sich nur auf spätere Stadien der Entwicklung und berücksichtigen die ersten Anfänge derselben gar nicht, so dass es mir auch hier wünschenswerth erschien, die Verhältnisse selbst eingehender an den Embryonen der Forelle zu untersuchen.

So kam ich denn dazu, meine Untersuchung des Venensystems auf die Fische und Amphibien, so weit mir dies überhaupt bei der großen Schwierigkeit der Beschaffung des Materials und der Mannigfaltigkeit der Formen möglich war, auszudehnen. In der vorliegenden Arbeit theile ich nun die bei meinen Untersuchungen gewonnenen Resultate mit. Diejenigen Arbeiten, welche ich dabei benutzte, finden überall an den entsprechenden Stellen Erwähnung, außerdem habe ich aber dem Schlusse meiner Arbeit ein möglichst vollstän-

diges Verzeichnis der über das Venensystem der Fische und Amphibien veröffentlichten Abhandlungen angefügt.

Ich habe für das Venensystem der Fische und Amphibien, so weit dies für mich in Betracht kam, den Vergleich durchzuführen und die Verhältnisse bei den Amphibien auf die bei den Fischen speciell bei den Selachiern zurückzuführen getrachtet, habe es jedoch vollständig vermieden, eine Vergleichung für das Venensystem der Amnioten auszuführen. Grund hierfür war mir die Überzeugung, dass das, was über die Entwicklung der gerade hier in Betracht kommenden Abschnitte des Venensystems der Amnioten bekannt wurde, viel zu wenig ist, um zu brauchbaren Resultaten zu gelangen. Ich wurde aber auch durch diese Überzeugung dahin geführt, mit der Untersuchung der Entwicklung der entsprechenden Theile des Venensystems der Amnioten zu beginnen und behalte mir vor, nach Beendigung dieser Untersuchungen zugleich mit den Mittheilungen der gewonnenen Resultate eine Vergleichung für sämtliche Wirbelthiergruppen durchzuführen.

Was die Methode bei der anatomischen Untersuchung anbelangt, so bestand dieselbe, wie bei den Elasmobranchiern, wo dies wegen der Weite der Venen und der Dicke ihrer Wandung leicht möglich war, in der einfachen Zergliederung mit Schere und Messer. Bei allen untersuchten Formen aber wurde die Injektion mit erstarrender Masse vorgenommen. Die angewendete Injektionsmasse war die von TEICHMANN angegebene kalt zu injicirende Kittmasse, welche gerade für vergleichend angiologische Untersuchungen das Vorzüglichste zu leisten im Stande ist, und ich kann das Lob, welches TEICHMANN der von ihm erfundenen Injektionsmasse in selbstbewusster Weise spendet, nur vollinhaltlich bestätigen. Besonders für die Injektion der Venen bei Knochenfischen und bei den Amphibien bewies die TEICHMANN'sche Masse ihre großen Vortheile. Warme Injektionsmassen waren von vorn herein ausgeschlossen, weil das lästige Vorwärmen und alle weiteren ziemlich umständlichen Manipulationen, welche dabei nothwendig sind, einen günstigen Erfolg der Injektion von vorn herein fraglich erscheinen ließen, und andere kalt zu injicirenden Massen liefern nie so schöne und vollständige Präparate, wie man solche durch die Kittmasse herzustellen in der Lage ist, abgesehen davon, dass die so hergestellten Präparate, in Alkohol aufbewahrt, durch lange Zeit in voller Schönheit sich erhalten. Um die Entwicklung der Venenstämme zu studiren, wurden zumeist möglichst vollständige Schnittserien durch verschieden alte



Embryonen hergestellt, eine Methode, welche für die meist ganz undurchsichtigen Embryonen und Larven der Amphibien benutzt werden musste und vielfach nicht zum Ziele führen konnte, weil die Blutgefäße auf dem Querschnitte nur dann sich deutlich ersichtlich zeigten, wenn ihre Höhlung von Blutkörperchen erfüllt war; bestand jedoch das Gegentheil, so waren die Gefäßwände kollabirt und das Verfolgen eines Gefäßes durch mehrere Schnitte hindurch unmöglich.

Wo dies, wie bei den ziemlich durchsichtigen Embryonen der Forelle möglich war, wurde der ganze Embryo unter das Mikroskop gebracht und der Verlauf der Gefäße entsprechend der Blutströmung verfolgt. Aber auch hier musste zur Entscheidung einzelner Fragen auf die Methode der Schnittserien zurückgekommen werden.

### Fische.

#### Benutztes Material:

#### Selachier:

<i>Acanthias vulgaris</i> ,	<i>Raja myraletus</i> ,
<i>Mustelus laevis</i> ,	<i>Raja clavata</i> ,
<i>Scyllium catulus</i> ,	<i>Trygon pastinaca</i> ,
<i>Squatina angelus</i> ,	<i>Myliobates Aquila</i> ,
<i>Raja Schultzei</i> ,	<i>Torpedo marmorata</i> .

#### Ganoidei.

*Accipenser Sturio*.

#### Teleostei.

<i>Anguilla vulgaris</i> ,	<i>Solea vulgaris</i> ,
<i>Esox lucius</i> ,	<i>Crenilabrus pavo</i> ,
<i>Salmo fario</i> ,	<i>Serranus scriba</i> ,
<i>Tinea vulgaris</i> ,	<i>Uranoscopus scaber</i> ,
<i>Cyprinus carpio</i> ,	<i>Scomber scombrus</i> ,
<i>Chondrostoma nasus</i> ,	<i>Cepola rubescens</i> ,
<i>Phrynorhombus unimaculatus</i> ,	<i>Lophius piscatorius</i> ,
<i>Platessa passer</i> ,	<i>Mugil cephalus</i> .

Über die Verhältnisse des Venensystems bei den Cyclostomen habe ich keine Untersuchungen anstellen können und muss daher auf diesbezügliche Arbeiten von RATHKE, RETZIUS und JOHANNES MÜLLER verweisen. Nach RATHKE sind bei Petromyzon die beiden

hinteren Cardinalvenen von gleicher Stärke, die Genitalvenen münden unter Vermittelung eines sinusartigen Behälters, welcher dem Genitalvenensinus bei den Rochen entsprechen dürfte, in die Cardinalvenen. Die Pfortader liegt in der den Darm durchziehenden Falte. Bei den Myxinoiden herrscht nach den Angaben von RETZIUS und JOHANNES MÜLLER eine hochgradige Asymmetrie. Die linke Cardinalvene ist als direkte Fortsetzung der Caudalvene mächtig entwickelt, während die rechte äußerst schwach ist, durch regelmäßige Querstämmchen mit der linken anastomosirt, mit dem Herzen aber wegen des Mangels eines rechten Ductus Cuvieri nicht in Verbindung tritt. Die Pfortader liegt bei den Myxinoiden dorsal vom Darm im Gekröse und nimmt außer den Darmvenen sämtliche Genitalvenen auf. Jedenfalls muss man die Verhältnisse des Venensystems bei *Petromyzon* wegen der vorhandenen Symmetrie der hinteren Cardinalvenen und wegen der eigenthümlichen Lage der Pfortader als die ursprünglicheren ansehen, während die Verhältnisse bei den Myxinoiden einerseits wegen der Störung der Symmetrie, andererseits wegen des Vorhandenseins einer dorsal vom Darm gelegenen Pfortader als hochgradig modificirte zu betrachten sind.

### Selachier.

Von den untersuchten Formen zeigt (vide umstehendes Schema) *Spinax Acanthias* (Ac. vulg.) bei Weitem die einfachsten Verhältnisse des Venensystems. Wie bei allen Selachiern besteht auch bei diesem Thiere ein Nierenpfortadersystem. Für die Rochen hatte bereits ROBIN die Existenz eines solchen nachgewiesen, und später JOURDAIN für eine Reihe von Haien und Rochen, dagegen findet sich bei STANNIUS die Angabe, dass die beiden Äste der Caudalvene sich direkt in die Cardinalvenen fortsetzen, und auch HYRTL scheint dieser Ansicht gewesen zu sein<sup>1</sup>.

Die Caudalvene theilt sich, an der Niere angelangt, in zwei gleich starke Äste, welche an der dorsalen Fläche der Nieren beiderseits von der diese beiden Organe in der Medianebene des Körpers von einander trennenden Furchen, kopfwärts verlaufen und an jedes Nierenläppchen einen Zweig abgeben, welcher sich sofort in eine große Menge von Zweigchen theilt. Die Venen der seitlichen Rumpfwand sammeln sich zu Stämmchen, welche zwischen je zwei

<sup>1</sup> Vide auch GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie.

Muskelsegmenten den äußeren Rand der Nieren erreichen und sich an deren ventralen Fläche in ein Gefäßnetz auflösen, außerdem aber unter einander durch feine am Außenrande der Nieren verlaufende Zweigchen anastomosiren. Das Netz, in welches die zuführenden Nierenvenen sich auflösen, durchsetzt mit verhältnismäßig sehr weiten Kapillaren (nach JOURDAIN  $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{5}$  mm) die Nieren und es ist daraus leicht erklärlich, dass bei der Injektion der Venen mit Quecksilber oder einer anderen leichtflüssigen Masse sich sowohl die Venae advehentes als revehentes der Niere leicht füllen und einen direkten Übergang der Caudalvene in die Cardinalvenen vor-  
täuschen konnten.

Die Cardinalvenen (*Cp*), welche das Blut aus den Nieren und Geschlechtsdrüsen dem Herzen zuführen, sind verschieden an Größe und Länge. Die rechte, stärkere beginnt am hinteren Ende der Nieren und nimmt dort die rückführenden Venen beider Seiten auf; die linke, schwächere entspringt dagegen erst aus dem hinteren Drittel der linken Niere.

Beide Cardinalvenen liegen ventralwärts am Innenrande der Nieren, von einander getrennt durch die zwischen sie eingelagerte Aorta, ohne mit einander, wie dies bei vielen Knochenfischen der Fall ist, durch Queranastomosen in Kommunikation zu stehen. Indem sie das Kopfbende der Nieren erreicht haben, erweitern sie sich um ein Bedeutendes und weichen scheinbar in einem Bogen nach außen und ventralwärts dem zwischen ihnen durchtretenden Ösophagus aus; in der That ist es nur die laterale Wand der Erweiterung, welche in der beschriebenen Weise vorgebaucht erscheint, während die medialen Wände der beiden Erweiterungen, welche ich der Einfachheit halber weiterhin (*Cvs*) als Cardinalvenensinus bezeichnen werde, in der Medianebene dorsal vom Ösophagus an einander stoßen und ein medianes Septum bilden, welches eine große Kommunikationsöffnung, eine Verbindung zwischen beiden Cardinalvenen herstellend, besitzt. Kopfwärts verengert sich der Cardinalvenensinus ziemlich rasch und mündet nach Aufnahme der Subclavia und der Seitenvene mit der vorderen Cardinalvene in den Ductus Cuvieri.

Außer den V. renales revehentes münden in die Cardinalvenen, und zwar zunächst in die rechte, die Venen der Enddarmendrüse<sup>1</sup> und ihres Gekröses, dann zum größeren Theil in die rechte, zum

<sup>1</sup> Fingerförmige Drüse, LEYDIG.



kleineren in die linke die Venen des Mesenterialvenennetzes und die die Intestinalarterien begleitenden und umspinnenden Venen, welche, zugleich dem Laufe der Arterien folgend, mit den Pfortaderzweigen Anastomosen eingehen. In die Cardinalvenensinus münden durch zahlreiche in ihrer Wand vorhandene Öffnungen die Venen der Ovarien oder Hoden und die Venen des den Ösophagus umspinnenden Venennetzes.

Im Mesenterium befindet sich ein reich entwickeltes Venennetz, welches am freien hinteren Rande an der Wurzel und an der dem Magen angrenzenden Partie des Gekröses am dichtesten erscheint und mit den die Eingeweidearterien umspinnenden Venen innig zusammenhängt; dem entsprechend findet der Abfluss des Blutes aus diesem Netze einerseits längs der Gekrösewurzel direkt in die Cardinalvenen, andererseits in die Ösophagusvenen statt. Dieses Mesenterialvenennetz wird von JOURDAIN bereits aber nur nebenbei erwähnt, ohne dass etwas Genaueres darüber angegeben wäre.

Der Ösophagus wird dicht umspunnen von einem Venennetze, welches sich ziemlich scharf am Übergange des Ösophagus in den Magen begrenzt und nur spärliche Anastomosen mit den Magenästen der Pfortader eingeht. Das Netz selbst besteht aus unzähligen, der Achse des Ösophagus parallel verlaufenden Venen, welche sowohl unter der Serosa, als auch in der Mucosa reichliche Anastomosen unter einander eingehen, dabei ist das Netz so dicht, dass es bei zusammengezogenem Ösophagus auch nicht den geringsten Theil der Ösophaguskulatur durchscheinen lässt.

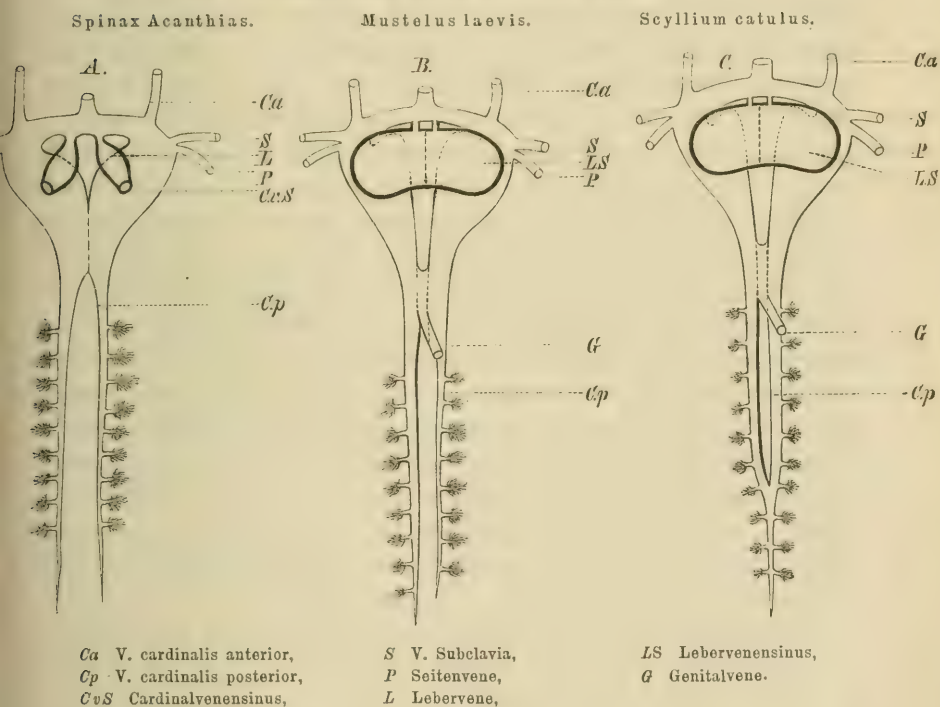
Neben den Venae subelaviae münden caudalwärts von ihnen jederseits eine Vene, in die Cardinalvenen, die Seitenvene. ROBIN hielt diese beiden Gefäße, welche bei allen Selachiern vorzukommen scheinen, da sie sich wegen der an ihrer Einmündungsstelle vorhandenen Klappen von den Cardinalvenen aus nicht füllen ließen, für Lymphgefäßstämme, kam aber bald von dieser irrigen Meinung zurück, nachdem er in ihnen Blut vorgefunden hatte. Diese beiden Gefäße wurzeln in einem Venennetze, welches die Kloake umspinnt und mit den Pfortaderzweigen des Enddarmes anastomosirt. Aus diesem Netze gehen rechts und links die beiden Venen hervor, welche angeschlossen an die dorsale Fläche des Beckenkorpels zunächst die Vene der hinteren Extremität aufnehmen und hierauf umbiegend, geradeaus kopfwärts verlaufen und auf diesem Wege die Venen der Bauchmuskeln aufnehmen.

Die Lebervenen (*L*) bilden zwei große Stämme, entsprechend

den beiden Leberlappen, welche im Kopfende der Leber spindelförmig erweitert, einige kleinere Äste aus dem mittleren Leberlappen aufnehmen und vermittels zweier, im Verhältnis zur Größe der Gefäße sehr enger kurzer Kanäle knapp zu beiden Seiten der Mediaebene in den Sinus venosus einmünden. Die Pfortader entspringt mit zwei Stämmen aus dem Enddarme, wo sie mit den Wurzeln der Seitenvenen anastomosirt. Der eine Stamm liegt ventral, der andere dorsal am Darm und beide stehen unter einander durch

Fig. 1.

Schema der großen Venenstämme.



quere Anastomosen in Verbindung. Der ventrale Stamm gelangt vom Darm frei an die Milz und das Pankreas ziehend, und die Venen dieser Gebilde aufnehmend, an die dorsale Fläche des Magens und geht in den Hauptstamm der Pfortader über. Der dorsale Stamm verläuft längs des Darmes kopfwärts in einer Spirale, so dass er in der Nähe des Pylorus bereits ventral gelegen ist, nimmt eine Magenmilzvene auf und zieht schließlich dorsal am Pylorus vorbei, um in den Pfortaderstamm einzumünden.

Der Pfortaderstamm selbst nimmt eine Dünndarm- und eine starke Magenvene auf, um dann in die Leber eintretend, in eine Reihe von Stämmen zu zerfallen. Das Gebiet der Pfortader hängt mit den Stammesvenen auf dreierlei Weise zusammen, einerseits in der Nähe der Kloake mit den Wurzeln der Seitenvenen, zweitens durch die die Eingeweidearterien begleitenden Venen mit den Cardinalvenen, und drittens durch die Magenvenen mit dem Ösophagusnetze.

*Mustelus laevis* (vgl. die Abbildung und das Schema) verhält sich bezüglich des Nierenpfortadersystems ganz ähnlich wie *Acanthias*, auch die beiden Cardinalvenen sind wie dort von ungleicher Stärke. Die Cardinalvenensinus sind ähnlich gestaltet, besitzen jedoch eine blindsackförmige kurze Ausstülpung, welche den Sinus kopfwärts verlängert erscheinen lässt. Die Innenseite der lateralen Wand des Sinus trägt eine Reihe von unregelmäßig vorspringenden sehnigen Leisten und zwischen denselben flachere und tiefere Grübchen. Die medialen Wände der beiden Sinus treten nicht zu einem einfachen medianen Septum an einander, sondern zwischen sie ist ein spaltförmiger Hohlraum eingeschoben, in welchen die Hauptvene der Hoden oder Ovarien einmündet. Dieser Hohlraum steht nach beiden Seiten hin durch eigenthümlich gegitterte Öffnungen mit den beiden Cardinalvenensinus in Kommunikation. Die oben als Hauptvene der Ovarien oder Hoden bezeichnete Vene bezieht aber ihr Blut nicht nur mit mehreren Ästen aus diesen Organen, sondern nimmt auch die Venen aus den ihr benachbarten Theilen des Mesenterialvenennetzes, welches aber außerdem an der Wurzel des Gekrüses mit dem Nierenabschnitte der Cardinalvenen zusammenhängt, und eine Vene aus der Enddarmmanhangsdrüse auf, während bei *Acanthias* die Venen dieses Organs direkt in die rechte Cardinalvene einmünden. Der Mesenterialvenenplexus ist hier weniger mächtig als bei *Acanthias*. Der Ösophagealplexus ist kürzer, aber womöglich noch dichter als dort.

Die Seitenvenen haben dasselbe Ursprungsgebiet und dieselben Verlaufsverhältnisse wie bei *Acanthias*.

Wichtige Differenzen ergeben sich jedoch bezüglich der Lebervenen, diese münden nämlich in einen sackartigen Sinus, welcher der vorderen konvexen Fläche der Leber aufsitzt, dorsal aber mit der Wand des Cardinalvenensinus fest verbunden ist, ohne dass jedoch diese beiden Sinus mit einander communiciren würden. Dieser Lebervenensinus (*LvS*), wie ich ihn weiter nennen will, ist durch



ein medianes gitterförmig durchbrochenes Septum in zwei gleich große Abtheilungen getheilt, in welche die Venen je einer Leberhälfte einmünden. An der Innenfläche der Wandungen dieses Sinus springen allenthalben sehnige Balken vor, welche der Wand als Stütze zu dienen scheinen und eine übermäßige Ausdehnung des Sinus verhindern können. Die Mündung des Lebervenensinus in den Sinus venosus erfolgt durch zwei knapp neben der Mitte gelegene Kanäle, welche analog sein dürften der Verengerung an der Einmündung der Lebervenen bei *Acanthias*, während jeder Abtheilung des Lebervenensinus hier die Erweiterung der beiden Lebervenen dort entsprechen dürfte.

Die Pfortader verhält sich im Wesentlichen ähnlich wie bei *Acanthias*, nur zerfällt sie bereits vor ihrem Eintritte in die Leber in zwei große Äste, von denen jeder in einen Leberlappen eintritt.

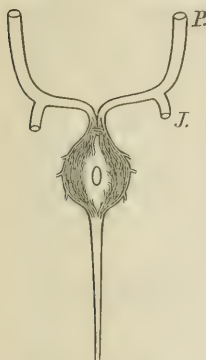
Die Verhältnisse bei *Scyllium catulus* (vgl. das Schema) entsprechen fast vollständig denen bei *Mustelus* und nur in einem Punkte besteht eine wesentliche Verschiedenheit, nämlich in Bezug auf die Nierenabschnitte der Cardinalvenen. Die Cardinalvenen entstehen nämlich am Caudalende der Nieren aus einem einfach median gelagerten Stamm, welcher Äste aus beiden Nieren aufnimmt und als solcher der Länge des hinteren Drittels der Nieren folgt, um sich dann in die beiden gleich starken Cardinalvenen zu theilen. Im Widerspruche mit dem Gesagten stehen die Angaben *JOURDAIN's*, welcher zwar von einer Vena card. communis spricht, dabei aber nur das Anfangsstück der rechten Cardinalvene im Auge hat, während er die linke separat aus der linken Niere entstehen lässt, was allerdings bei den zwei früher besprochenen Formen der Fall ist. In Bezug auf das Verhalten der Venen der Hoden oder Ovarien und der Enddarmabhangsdrüse steht *Scyllium* zwischen *Acanthias* und *Mustelus*, indem hier die Venen der Enddarmabhangsdrüse und des hinteren Abschnittes der Hoden oder Ovarien direkt in die Nierenabschnitte der Cardinalvenen einmünden. Die Vene, aus dem vordersten Theile der Geschlechtsdrüsen stammend, mündet so ein wie bei *Mustelus*, doch ist der spaltförmige Hohlraum zwischen beiden Erweiterungen verhältnismäßig kleiner und die Kommunikationsöffnungen mit den Cardinalvenen stärker gegittert.

Bei *Squatina angelus* erscheint das Nierenpfortadersystem etwas anders als bei den früheren Formen (s. darüber auch *JOURDAIN*), indem die beiden Äste, in welche die Caudalvene sich spaltet, nicht wie bei den anderen Formen an der dorsalen Fläche der beiden

Nieren verlaufen, sondern sich an deren äußere Kanten halten und dort auch die Musculoparietalvenen (JOURDAIN) aufnehmen. In allen übrigen Punkten gleichen die Verhältnisse der Cardinalvenen und Lebervenen hier denen bei *Acanthias* ziemlich vollkommen, nur ist ein Theil des Mesenterialvenennetzes, nämlich der dem Darne zunächst liegende, in das Gebiet der Pfortader mit einbezogen.

Das Wurzelgebiet der Seitenvenen erscheint in eigenthümlicher Weise größer wie bei den anderen Formen. Eine Vene nämlich, welche am Schwanze in der Mittellinie unmittelbar unter der Haut gelegen ist und aus derselben ihr Blut bezieht, theilt sich in der Nähe der Kloake angelangt in zwei ganz kurze Stämme, welche sich sofort in ein die Kloake umspinnendes Netz auflösen, welches in die zu beiden Seiten der Kloake sichtbaren flachen Wülste eingelagert ist. Aus diesem Netze, welches sich auch auf den untersten Abschnitt des Darmkanales erstreckt und mit Pfortaderzweigen anastomosirt, gehen die beiden Seitenvenen hervor, welche sich im Übrigen ähnlich verhalten, wie bei den früher beschriebenen Formen.

Fig. 2.

*Squatina angelus.*

Wurzeln der Seitenvenen.

P Seitenvene,

J Vene der hinteren Extremität.

Diese Notizen haben jedoch, wie es scheint, in die Litteratur keinen Eingang gefunden, denn nirgends fand ich sie citirt und nur einem Zufalle verdanke ich die Kenntniss ihrer Existenz.

Die Angaben ROBIN's stimmen mit dem, was ich gefunden, fast vollständig überein.

Bei den untersuchten Vertretern der Familie Raja (vgl. das Schema) verhalten sich die Venen übereinstimmend ungefähr folgendermaßen.

Die Caudalvene theilt sich wie bei den Haien (JOURDAIN) in zwei Zweige, welche an der dorsalen Seite der hinteren Abschnitte der Nieren verlaufend als zuführende Nierenvenen fungiren. Zuführende Nierenvenen sind außerdem die vorderen Musculoparietalvenen, welche in einen an der Dorsalseite des vorderen Nierenabschnittes gelegenen

Längsstamm einmünden, welcher seine Zweige an die Niere abgibt, mit den Ästen der Caudalvene aber und mit den hinteren Musculo-parietalvenen durch gröbere Anastomosen nicht zusammenhängt. Die Cardinalvenen (*Cp*) hängen am caudalen Ende der Nieren über der Mittellinie durch eine bogenförmige Anastomose mit einander zusammen und verlaufen dem medialen Rande der beiden Nieren angeschlossen

Fig. 3.

Raja.

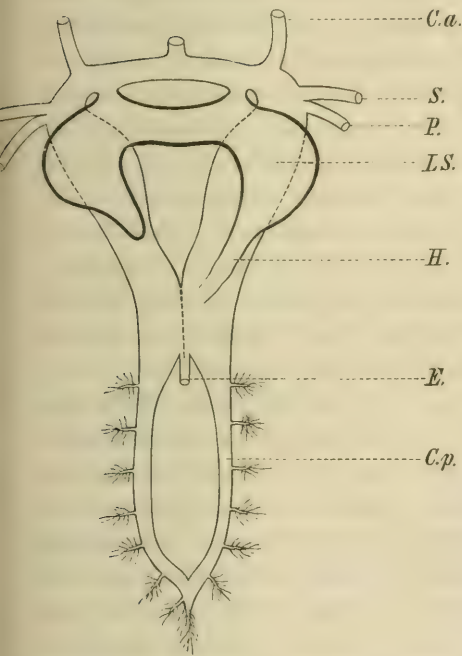
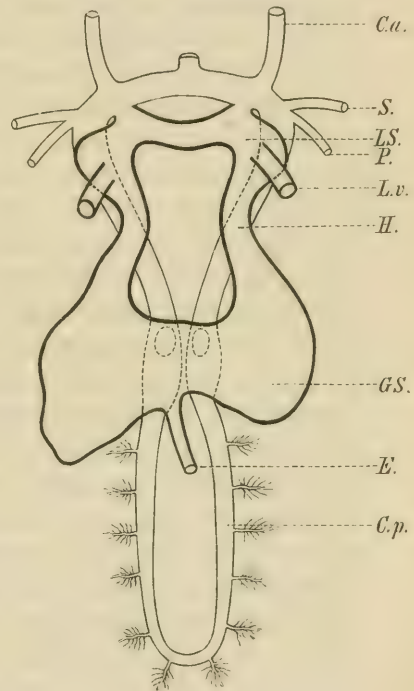


Fig. 4.

Torpedo Galvani.



Ca V. cardinalis anterior,  
Cp V. cardinalis posterior,  
S V. subclavia,  
P Seitenvene.

LS Lebervenen sinus,  
Lv Lebervene,  
Gs Genitalvenen sinus,  
E Vene der fingerförmigen Drüse,

H Verbindung des Lebervenen-  
sinus mit dem Genitalvenen-  
sinus oder der Cardinalvene.

kopfwärts, sie sind von nahezu gleich starkem Kaliber. Am Kopfe der Nieren nähern sie sich, jedoch nicht bis zur Berührung ihrer Wände; nachdem sie die Nieren verlassen haben, erweitern sie sich nur ganz mäßig, keineswegs in so hohem Grade, wie dies bei den Haien der Fall ist, divergiren in ihrem Verlaufe etwas nach außen, um dann mit einer Krümmung nach innen und ventralwärts, sich leicht wieder zu verengern und nach Aufnahme der Seitenvenen



und Sabelavien in den Ductus Cuvieri einzumünden. Am Kopfende der Nieren, an der Stelle, wo sie einander am nächsten liegen, werden die Cardinalvenen von einem sinusartigen Blutbehälter (Abdominalreservoir von RORIN, welches übrigens bereits von MONRO gekannt und beschrieben war) überlagert, mit welchem sie jederseits durch eine Kommunikationsöffnung zusammenhängen. Dieser venöse Sinus gehört den Geschlechtsdrüsen an und besteht entsprechend der paarigen Anlage dieser Organe aus zwei Abtheilungen oder Säcken, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelagert sind und welchen die Keimdrüsen seitlich aufsitzen. Die beiden Säcke hängen über der Wirbelsäule durch eine relativ schmale Kommunikation zusammen und besitzen kopfwärts je einen Fortsatz, welcher, indem er sich an die dorsale Kante eines jeden der beiden Leberlappen anlegt, in den Lebervenen sinus übergeht. Der rechte Sack ist bedeutend stärker und weiter als der linke und erstreckt sich caudalwärts bis gegen die Enddarmdrüse, deren ziemlich starke Vene in eine Ausbuchtung dieses rechten stärkeren Sackes einmündet. Gefüllt besitzen die beiden Säcke eine unregelmäßig höckerige Oberfläche, dadurch hervorgerufen, dass das Innere der Säcke von einer großen Anzahl feinerer Sehnenfäden durchzogen wird, welche die dorsale Wand mit der ventralen verbinden und ein allzu starkes Auseinanderweichen der beiden verhindern. Ist nun der Sinus stark mit Blut oder Injektionsmasse erfüllt, so erscheinen die Ansatzpunkte der Sehnenfäden eingezogen, während sich die übrigen Partien der Wand hervorwölben. Die Kommunikation zwischen den beiden Säcken ist bei einigen Formen (R. Schultzii) ganz frei und ein median durchbrochenes Septum, in welchem eine starke Intestinalarterie verlaufen soll, wie dies ROBIN angiebt, konnte nicht nachgewiesen werden, oder der Kommunikationsraum über der Wirbelsäule grenzt sich (Trygon) gegen die beiden Säcke durch vorspringende Falten ab, so dass gewissermaßen eine mittlere Zelle entsteht, von der aus durch je eine links und rechts in ihrer dorsalen Wand angebrachten Öffnung die Kommunikation mit den beiden Cardinalvenen hergestellt wird. Während diese Kommunikationsöffnungen bei einigen Formen einfach erscheinen, sind sie bei anderen durch sehnige Brücken in mehrere Öffnungen getheilt. In die beiden Säcke münden außer der Vene der Enddarmdrüse jederseits die ungewein zahlreichen Venen der Hoden oder Ovarien. Die Lebervenen münden ähnlich, wie bei Mustelus und Scyllium in einen der Leber kopfwärts anliegenden sackartigen Sinus. Dieser Lebervenen sinus

besteht aus zwei Abtheilungen, von denen je eine der entsprechenden Leberhälfte aufsitzt, und die durch eine zur Weite der beiden Säcke verhältnismäßig enge Kommunikation mit einander zusammenhängen. Jede der beiden Abtheilungen legt sich, indem sie sich allmählich verjüngt, der dorsalen Kante des entsprechenden Leberlappens an und geht in den oben beschriebenen Fortsatz des Genitalsinus über. Der Abfluss des Blutes aus dem Lebervenen sinus in den Sinus venosus erfolgt durch zwei verhältnismäßig sehr enge Kanäle, welche nicht wie bei den Haien parallel, sondern divergirend kopfwärts ziehen, auch sind die Einmündungsstellen im Sinus venosus weiter aus einander liegend, als dies bei den Haien der Fall ist.

Die Seitenvenen verhalten sich in jeder Beziehung wie bei den Haien. Venenplexus am Ösophagus konnte ich eben so wenig wie im Mesenterium nachweisen.

Torpedo Galvani (vgl. das Schema) stimmt wieder in einer Reihe von Punkten mit den übrigen Rochen nicht überein. Die zuführenden Nierenvenen verhalten sich ähnlich wie bei Raja, dagegen entspringen die beiden Cardinalvenen aus einem kurzen gemeinsamen Stamme, dabei erscheint die linke häufig stärker als die rechte. Am Kopfe der Nieren angelangt, erweitern sich die beiden Cardinalvenen spindelförmig und vereinigen sich mit ihren medialen Wänden: die Erweiterungen sind dort am weitesten, wo der Ösophagus zwischen sie eingelagert ist. Die dorsal vom Ösophagus mit einander verwachsenen Wände der beiden Cardinalvenen bilden zwischen ihnen ein Septum, welches in seinem hinteren Abschnitte mehrfach durchbrochen erscheint. Von außen erscheinen die beiden Cardinalvenen dort, wo sich die Kommunikationsöffnungen zwischen beiden vorfinden, wie zu einem Gefäße mit einander verschmolzen. Die Vene der Enddarmabgangsdrüse inserirt in dem spitzen Winkel zwischen beiden Cardinalvenen.

Der Lebervenen sinus ist ähnlich gebaut wie bei Raja, nur lagert seiner ventralen Wand vor der Leber jederseits die Geschlechtsdrüse auf, welche auch ihr Blut in ihn ergießt, caudalwärts besitzt jede Abtheilung einen Fortsatz, welcher rechterseits blind endigt und nur locker an die rechte Cardinalvene fixirt ist, während der linke Fortsatz mit der entsprechenden Cardinalvene durch eine oder zwei Kommunikationsöffnungen in der Höhe der Vereinigungsstelle der beiden Cardinalvenen in Verbindung tritt<sup>1</sup>. Die Innenwand des Lebervenen-

<sup>1</sup> Diese Kommunikation scheint übrigens auch fehlen zu können.

sinus ist im Allgemeinen glatt, nur die ventrale Wand zeigt balkenartige Vorsprünge, zwischen welchen die Mündungen der Venen aus den Ovarien oder Hoden sichtbar sind. Die Pfortader unterscheidet sich hier in ihrem Verhalten von dem bei den anderen Rochen und den Haien durch den Mangel eines ventralen Anfangsstammes.

Wenn wir die besprochenen Formen unter einander vergleichen, so zeigt *Acanthias* gewiss die einfachsten Verhältnisse des Cardinalvenensystems und mit ihm übereinstimmend *Squatina*. Beiden gemeinsam ist die einfache Kommunikation der beiden Cardinalvenen am Kopfe der Niere und der Mangel eines Lebervenensinus, an Stelle dessen die beiden Lebervenen innerhalb der Lebersubstanz eine spindelförmige Erweiterung besitzen, dabei münden die Genitalvenen und die Venen der Enddarmdrüse mit zahlreichen Stämmchen direkt in die Cardinalvenen ein. Komplizierter werden die Verhältnisse bei *Mustelus* und *Scyllium*, indem die Cardinalvenen sich zwar im Allgemeinen noch so verhalten, wie bei *Acanthias*, aber die Kommunikation keine so einfache mehr ist wie dort, sondern durch einen zwischen beide Cardinalvenen eingeschobenen venösen Raum vermittelt wird, welcher die Fortsetzung der Genitalvene darstellt. Hinzu kommt noch das Vorhandensein des Lebervenensinus, dessen paarige Anlage durch das mediane Septum, welches ihn durchzieht, manifestirt wird. Als erste Andeutung eines solchen Sinus kann die spindelförmige Erweiterung an den Lebervenen bei *Acanthias* aufgefasst werden.

Bei Weitem am kompliziertesten gestalten sich die Verhältnisse bei den Rochen. Auch bei *Raja* kommunizieren beide Cardinalvenen über dem Kopfe der Nieren mit einander, aber unter der Vermittelung des Genitalsinus; scheint dies auch im ersten Augenblick eine wesentliche Verschiedenheit von den Verhältnissen bei den Haien zu sein, so ist dies bei näherer Betrachtung doch nicht der Fall, wenn man bedenkt, dass es bei *Mustelus* und *Scyllium* ja auch die Genitalvene, bei *Mustelus* verstärkt durch die Vene der Enddarmdrüse ist, welche die Kommunikation zwischen den beiden Cardinalvenen vermittelt. Stellt man sich nun vor, dass die Geschlechtsdrüsen, welche bei *Mustelus* im Vergleich zu *Raja* weit caudalwärts gelegen sind, kopfwärts vorrücken und sich die Genitalvene, welche jetzt natürlich immer kürzer wird, mit ihren Hauptzweigen sinuös erweitert, so werden die beiden Cardinalvenen allmählich aus einander gedrängt und die Kommunikationsöffnung mit dem eingeschobenen Zwischenraum des Genitalsinus, sei sie nun einfach oder



mehrfach, jederseits an die ventrale Wand der Cardinalvenen verschoben.

Die abweichende Form des Lebervenensinus bei Raja und den Rochen überhaupt, denn keiner Form scheint ein solcher zu fehlen, lässt sich wohl aus der mit der Verbreiterung und Verflachung des Körpers einhergehenden Verbreiterung der Leber erklären; ein trennendes Septum zwischen der rechten und linken Abtheilung ist nicht mehr nachzuweisen und die Verbindungsstelle zwischen beiden Abtheilungen ist zu einem Kommunikationskanale ausgezogen. Eine für die Rochen ganz eigenartige Formation ist das Auftreten einer Kommunikation zwischen Lebervenensinus und Cardinalvenen, vermittelt durch den Genitalsinus. Diese Kommunikation, welche bei den von mir untersuchten Vertretern der Familie Raja stets vorhanden war, soll nach ROBIN bei Raja batis und zwei anderen Formen fehlen. Bei Torpedo fehlt ein Genitalvenensinus vollständig, trotzdem besteht eine direkte Kommunikation zwischen linker Abtheilung des Lebervenensinus und linker Cardinalvene, während rechterseits eine solche fehlt. Mit dem Wegfall des Genitalvenensinus erklärt sich auch das einfache Kommunikationsverhältnis zwischen beiden Cardinalvenen.

Die Verbindung zwischen Lebervenensinus und Cardinalvenen in der beschriebenen Weise scheint mir als erste Hohlvenenbildung aufgefasst werden zu können und ich behalte mir vor, auf diesen Punkt bei Besprechung der Hohlvenenbildung bei den Amphibien noch näher einzugehen.

Die Seitenvenen kommen bei sämtlichen Formen in gleicher Weise vor, ihr Ursprungsgebiet ist mit Ausnahme von Squatina, wo die Hautvenen des ganzen Schwanzes mit einbezogen sind, überall das gleiche, dabei finden sich diese Venen nur bei den Selachiern, während sie sämtlichen anderen Fischen fehlen. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass diese Venen in der Abdominalvene der Amphibien und der Umbilicalvene der Amnioten ihre Analoga haben, doch auch darauf will ich erst später bei der Besprechung der Abdominalvene der Amphibien eingehen.

Von Ganoiden erhielt ich nur ein einziges Exemplar von Accipenser zur Untersuchung. Das Nierenportadersystem verhält sich bei diesem Thier ähnlich wie bei den Haien (von den Besonderheiten, welche JOURDAIN anführt, konnte ich nichts nachweisen). Merkwürdig ist hier das Verhalten der Cardinalvenen zu einander, indem die linke hier die rechte an Länge und Größe übertrifft, dabei treten

beide unter einander in keinerlei Weise in Verbindung. Außer den abführenden Nierenvenen münden in sie die Venen der dorsalen Seite der Schwimmblase, während die der ventralen Seite sich in die Pfortader ergießen. Die Lebervenen bilden zwei Stämme, welche knapp neben einander in den Sinus venosus einmünden.

Das Venensystem der Knochenfische ist weniger interessant im Hinblick auf die Erklärung der Verhältnisse bei den höheren Formen der Wirbelthiere, als vielmehr wegen der großen Verschiedenheit der Formen, in welchen es ausgebildet ist. Diese Verschiedenheit der Form bezieht sich allerdings nur auf einen bestimmten Abschnitt des Venensystems, nämlich auf das Pfortadersystem der Niere, während die Cardinalvenen mit wenigen Ausnahmen allgemein ziemlich übereinstimmende Verhältnisse darbieten.

HYRTL hat in seiner Arbeit über das uropoetische System der Knochenfische die Verhältnisse der Cardinalvenen eingehend besprochen, und ich habe dem dort Gesagten nach dem, was ich an den von mir untersuchten Formen gefunden, nichts Neues hinzuzufügen, und ich citire hier daher die Angaben HYRTL's im Allgemeinen, indem ich bezüglich der Details auf seine Arbeit verweise.

In weitaus der größten Mehrzahl der Formen überwiegt die rechte Cardinalvene, gleichviel ob sie die Fortsetzung der Caudalvene bildet oder nicht, an Stärke und Länge über die linke<sup>1</sup>, welche in einzelnen Fällen sogar gänzlich fehlen kann. Selten sind beide Cardinalvenen von gleicher Stärke, am seltensten überwiegt die linke Cardinalvene die rechte, oder es fehlt die rechte vollständig, wie bei *Gymnotus electricus*. Das Auftreten einer einfachen median liegenden Cardinalvene, wie bei *Centronotus gunnellus*, welche sich erst in der Nähe des Herzens nach rechts hinüber biegt, lässt sich in der Weise erklären, dass die linke Cardinalvene fehlt, während die rechte bis in die Medianlinie verschoben ist, was um so mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt, wenn man bedenkt, dass häufig auch in den Fällen, wo die linke Cardinalvene die schwächere ist, die rechte in ihrem Anfangsstücke medianwärts verschoben erscheint. Cardinalvenensinus, wie sie bei den Knorpelfischen Regel sind, kommen bei den Knochenfischen nicht vor, dagegen finden sich innerhalb des Nierenparenchyms bei mehreren Formen sinusartige Erweiterungen ge-

<sup>1</sup> HYRTL bringt das Überwiegen der rechten Caudalvene damit in Zusammenhang, dass sie die Fortsetzung der Caudalvene darstellt, was wohl für viele durchaus, aber nicht für alle Fälle gelten kann.

wöhnlich der rechten, manehmal aber auch beider Cardinalvenen. Eben so kommen Verschmelzungen der beiden Cardinalvenen wie bei den Knorpelfischen nicht vor, dagegen hängen die beiden Cardinalvenen häufig durch quer über die Wirbelsäule ziehende Anastomosen mit einander zusammen. Manehmal hängt das Anfangsstück der linken Cardinalvene durch eine starke Anastomose mit der rechten zusammen und scheint dann gewissermaßen aus ihr zu entspringen.

Verbindungen der Lebervenen mit den Cardinalvenen, wie sie sich bei Raja und Torpedo vorfinden, kommen bei Knochenfischen nicht vor. Nur für *Cyprinus Carpio* beschreibt JOURDAIN jederseits eine Verbindung der Cardinalvenen mit den Lebervenen. In der That gelangt auch jederseits eine mächtige Vene, in welche sich eine Reihe von Genitalvenen ergießen, aus dem mittleren Abschnitte der Nieren stammend zur Leber und vereinigt sich mit den Lebervenen; jedoch stehen diese Venen mit den eigentlichen Cardinalvenen nur durch unbedeutende Anastomosen in Verbindung.

Ungleich mannigfaltiger als die Verschiedenheiten der Cardinalvenen, welche das Blut der Nieren dem Herzen zuführen, sind die der zuführenden Nierenvenen. JACOBSON, welcher als der Entdecker des Nierenpfortadersystems überhaupt gilt (obwohl BOJANUS bereits 1816 ein solches bei der Schildkröte gefunden hatte), war der Erste, welcher dieses System bei den Fischen studirte. Er stellte drei Formen auf, unter welchen es vorkommen solle; die erste Form, welche er als Grundform aufstellt, verhält sich so, dass die Venen der Haut und der Muskeln des Rumpfes als zuführende Nierenvenen fungiren, während die Caudalvene durch die Niere hindurch, ohne sich in ihr zu verzweigen, in die rechte Cardinalvene übergeht. Die zweite Form unterscheidet sich von der ersten dadurch, dass auch die Caudalvene sich in der Niere pfortadermäßig vertheilt, und die dritte Form endlich stellt wieder eine Modifikation der zweiten dar, in so fern als dabei entweder die Vena caudalis oder irgend eine andere Vene des hinteren Körpertheiles mit der Leberpfortader eine Verbindung eingeht.

Die Angaben JACOBSON's wurden im Allgemeinen von späteren Forschern, die sich mit dem Gegenstande beschäftigten, bestätigt, obwohl sich MECKEL, CUVIER und OWEN dagegen ausgesprochen hatten. HYRTL bestätigt wohl die Angaben bezüglich der zwei ersten Formen, übergeht jedoch die dritte Form mit Stillschweigen, dagegen bestätigt JOURDAIN in seiner Arbeit über das Nierenpfortadersystem die Angaben JACOBSON's vollinhaltlich, unterscheidet jedoch nur zwei Haupt-



formen des Nierenpfortadersystems bei den Fischen, indem er die erste und zweite Form JACOBSON'S nur als Abarten einer Form annimmt und als zweite Hauptform die dritte JACOBSON'S anführt. HYRTL hält die erste Form JACOBSON'S für die bei den meisten Formen vorkommende, während er die zweite für weitaus seltener erklärt, doch zählt er einige Formen zur ersten Form, welche unterschieden der zweiten angehören, wie *Esox lucius* und *Salmo fario* (für welch letzteren übrigens JOURDAIN die gleiche Angabe macht, wie HYRTL). Die dritte Form JACOBSON'S vereinigt aber unter sich eine Reihe von Formen, welche in ihrem Verhalten eigentlich ganz von einander abweichen und nur das mit einander gemeinsam haben, dass eine Verbindung der Vena caudalis oder einer anderen Vene des hinteren Körperendes mit der Pfortader vorhanden ist. Diese Formen sind *Anguilla fluviatilis* und *Muraena conger*, welche ziemlich dieselben Verhältnisse bieten, *Lophius piscatorius*, *Silurus glanis*, *Cyprinus carpio* und als abweichendste Form *Tinea fluviatilis*.

Bei *Muraena* und *Anguilla* (siehe die Abbild. bei JOURDAIN) existiren zahlreiche bogenförmige Anastomosen zwischen den beiden Ästen der Vena caudalis, welche als zuführende Nierenvenen fungiren, und dem Stamme der Vena portae, an welche Anastomosen die Venen der Genitaldrüsen angeschlossen sind. Bei *Lophius piscatorius* existirt eine Vena caudalis, wie bei anderen Knochenfischen im Subvertebralkanal verlaufend, nicht, dafür wird das Blut des hinteren Körperabschnittes den Nieren in zwei Venen zugeführt, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule mitten in die Muskulatur eingebettet kopfwärts verlaufen. Jede dieser Venen theilt sich an der Niere angelangt, in einen medialen und lateralen Zweig, von denen der letztere stärkere zur Niere zieht und sich in ihr verzweigt, der erstere verbindet sich hingegen mit dem gleichnamigen der anderen Seite zu einem Stamm, welcher nach Aufnahme der Genitalvenen in die Pfortader übergeht.

Bei *Silurus glanis* tritt die Vena caudalis in die Bauchhöhle ein und theilt sich in mehrere Zweige, von denen der stärkste mit den Genitalvenen vereinigt zum linken Ast der Pfortader wird.

Bei *Cyprinus carpio* theilt sich die Caudalvene in zwei Äste, von denen der eine eine Vena ren. advehens, der andere, indem er an das Endstück des Darmes gelangt, die Wurzel der Pfortader bildet. Bei *Tinea fluviatilis* existiren im Subvertebralkanale zwei Venen, von denen die dorsal gelegene, welche als eigentliche Caudalvene anzusehen ist, direkt in die rechte Cardinalvene übergeht, während

die ventral gelegene, sehr schwache, sich in drei Zweige theilt, von denen zwei als zuführende Venen an die Niere herantreten und sich mit Musculoparietalvenen verbinden, während die dritte in die Pfortader übergeht. Die Lebervenen bieten sowohl in der Zahl ihres Auftretens als auch in Bezug auf ihre Mündung mannigfache Verschiedenheiten dar, selten existirt nur eine Lebervene, welche wie bei *Salmo fario* mit dem linken Ductus Cuvieri zusammenmündet, oder es existiren zwei gewöhnlich asymmetrische, selten symmetrische (*Mugil cephalus*, *Uranoscopus scaber*) einmündend, oder drei und noch mehr.

Am variabelsten sind aber die Verhältnisse der Genitalvenen, welche manchmal direkt in die Cardinalvenen oder durch die Leber hindurch in die Lebervenen, manchmal in die Pfortader münden, oder sogar als zuführende Nierenvenen fungiren.

Was die Venen der Schwimmblase anbetrifft, so münden dieselben wohl in der Mehrzahl der Formen dort, wo die Schwimmblase den Cardinalvenen anliegt, mit einer Reihe von Stämmchen in dieselben ein, doch gehen auch in sehr vielen Fällen Venen von der ventralen Seite der Schwimmblase in das Gebiet der Pfortader ein.

Über das Venensystem eines Dipnoers existirt eine einzige Angabe, welche HYRTL in seiner Anatomie des *Lepidosiren paradoxa* giebt.

»*Lepidosiren paradoxa* besitzt zwei *Venae cavae posteriores* und eine anterior. Die rechte, stärkere Cava posterior entspringt als rechte Nierenvene, liegt am inneren Rande der Niere in einer Längenfurche derselben, tritt vom vorderen Nierenende zum hinteren spitzigen Ende der Leber, deren oberen Rand sie folgt, wobei sie in die Lebersubstanz eingebettet erscheint. Sie nimmt folgende Äste auf: 1) sämtliche Venen der rechten Niere; 2) vier starke, von der linken Niere kommende und die untere Fläche des Lungsackes kreuzende Venen, die am inneren Rande der linken Niere bogenförmig unter einander zusammenhängen; 3) mittelbar durch die Nierenvenen einige kleine von den Ovarien und Eileitern stammende Venen (die größeren dieser Art gehen zur Nierenpfortader) und auf beiden Seiten unsymmetrisch verlaufende Bauchwandvenen. Zur rechten Nierenvene begeben sich sechs, zur linken neun solche Muskelvenen. Sie verlaufen entweder in Einschnitten der Nieren oberflächlich oder durchbrechen das Parenchym derselben, um zur Nierenvene zu kommen; 4) sämtliche Lebervenen; 5) vier starke Muskelvenen der rechten Bauchwand.

Die linke V. cava posterior entspringt aus der ersten linken Nierenvene, die zur rechten Cava geht, läuft neben dem linken Rande der Lunge nach vorn, nimmt fünf linksseitige Bauchmuskelvenen und eine von den Muskeln des Brustgürtels stammende Vene auf, verbindet sich mit der linken Cava anterior und geht zum Herzen. Eine paarige Vena azygos findet sich zu beiden Seiten der Aorta und fast unter denselben Verhältnissen, wie ich sie bei Proteus, Siren, Salamandra und Triton gefunden habe. Sie entleert sich jedoch nicht wie bei diesen in den Stamm der Cava ascendens, vor dessen Eintritt in die Leber, sondern hängt an ihrem vorderen Ende rechts mit der zweiten Bauchdeckenvene und links mit der Cava ascendens sinistra zusammen. Ihr hinteres Ende anastomosirt mit der Nierenpfortader. Sie ist somit als ein großer Kommunikationsweg zwischen dem Stromgebiete der Cava und der Vena renalis advehens zu betrachten. Die Nierenpfortadern existiren schon im Gefäßkanal der unteren Dornen der Schwanzwirbel als zwei parallele, durch die Arteria caudalis getrennte Venen. Sie sammeln das Blut sämtlicher Weichtheile des Schwanzes und nehmen zwei bedeutende Venen der hinteren Bauchdecken und überdies mehrere kleinere, aus der Harnblase kommende, auf. Während ihres Verlaufes am äußeren Nierenrande empfangen sie das Venenblut der Eileiter und Ovarien, endigen jedoch nicht in der Niere, sondern treten über das vordere Ende derselben hinaus, um mit den nächst gelegenen Bauchdeckenvenen zu anastomosiren, wodurch sie in direkte Beziehung zum Hohlvenensystem gelangen, was bei keinem Amphibium, so weit ich sie kenne, der Fall ist. Die Vena umbilicalis, die bei den Amphibien von der Harnblase zur Pfortader geht, fehlt bei Lepidosiren wie bei allen übrigen Fischen.« Eine Bestätigung der Angabe HYRTL's, dass bei Lepidosiren zwei Hohlvenen vorhanden seien, findet sich in einem Briefe von Mc.DONNEL in Dublin (Zeitschrift für wissensch. Zoologie Bd. X).

## Entwicklung des Venensystems bei den Fischen.

### Elasmobranchier.

Nach BALFOUR ist bei den Elasmobranchiern die Subintestinalvene die erste sich entwickelnde Körpervene. Sie entspringt im Schwanze als Caudalvene, umgreift die Kloake mit zwei Ästen, welche sich vor ihr wieder zu einem einfachen Stamme vereinigen und gelangt vor Beginn der Leberanlage, nachdem sie die Dottervene aufgenommen, indem sie die Ausmündung des Dotterganges



linkerseits umgeht, zum Herzen. Indem sich die Leber entwickelt, zerfällt die Subintestinalvene in das Kapillarnetz derselben. Die Dottervene mündet aber (wie dies RATHKE bereits bekannt war) vor deren Eintritt in die Leber. Mit der Weiterentwicklung des Embryo entwickelt sich ein zu beiden Seiten der Aorta medial, nicht, wie BALFOUR sagt, dorsal vom Mesonephros gelegenes, in seiner ersten Anlage vollständig symmetrisches Venenpaar, die Cardinalvenen. Die Caudalvene hat inzwischen<sup>1</sup> ihre Verbindung mit der Subintestinalvene vollständig aufgegeben und bildet, indem sie sich in zwei Äste theilt, den Anfang der Cardinalvenen. Die Theilung der Caudalvene in die beiden Anfangsstücke der Cardinalvenen erfolgt jedoch nicht unmittelbar beim Eintritte in die Bauchhöhle, sondern sie setzt sich ein bei den verschiedenen Formen verschieden langes Stück weit zwischen den Mesonephrosanlagen als unpaarer Stamm kopfwärts hin fort. Die Trennung der beiden Gefäßgebiete, wonach die Caudalvene zur zuführenden, die Cardinalvenen aber zu abführenden Nierenvenen werden, scheint in der Weise vor sich zu gehen, dass die Mesonephrosanlage medianwärts und gegen das Lumen der zwischen sie eingebetteten Venen immer stärker wächst und auf diese Weise einen Zerfall dieser Venen in ein Kapillarnetz bewirkt, jedenfalls erfolgt die gänzliche Trennung der Caudalvene durch das Dazwischentreten eines intermediären Kapillarsystems von den Cardinalvenen erst verhältnismäßig spät<sup>2, 3</sup>. Eben so spät scheint die am Kopfe der Nieren vorhandene Kommunikation zwischen beiden Cardinalvenen aufzutreten; früh dagegen zeigt sich bei solchen Formen, wo auch im Erwachsenen eine Cardinalvene die andere an Stärke und Länge übertrifft, wie bei *Mustelus*, eine Asymmetrie in dieser Richtung. Indem sich die Subintestinalvene mit dem Wachsen der Leber in diesem Organe in ein Kapillarnetz auflöst, entsteht aus ihrem Endstücke die linke Lebervene, während sich die rechte unabhängig von der linken entwickelt. Anfangs ist diese linke Lebervene viel stärker als die rechte, doch bald sind beide von gleicher Stärke.

<sup>1</sup> Wie dieses geschieht, ist nicht bekannt und konnte ich an dem spärlichen, mir zur Verfügung stehenden Materiale nicht nachweisen.

<sup>2</sup> Das Hineinwachsen der Mesonephrosanlage gegen das Lumen der Caudalvene konnte ich an einer Schnittserie durch einen 18 mm langen *Mustelus*-embryo ziemlich deutlich wahrnehmen.

<sup>3</sup> Auch bei einem *Pristiurusembryo* konnte ich ein ähnliches Verhalten konstatiren, und zwar hatte sich die Trennung im Bereiche des hinteren Nierenabschnittes schon ziemlich vollständig vollzogen.

Schon bei ziemlich jungen Embryonen von *Torpedo* und *Mustelus* war die Weite der Venen im vordersten Abschnitte der Leber recht auffallend, und bei einem 18 mm langen *Mustelusembryo* zeigte sich bereits der Lebervenensinus in seiner Anlage. Die beiden Lebervenen erschienen dort, wo sie in den vordersten Abschnitt der Leber eingelagert waren, stark erweitert, so dass zwischen ihnen nur eine schmale, von vielfachen Anastomosen durchzogene Lebersubstanzbrücke vorhanden war und auch ihre übrige Wand nur von einer äußerst dünnen Schicht von Lebersubstanz begrenzt wurde. Die Einmündung in den Sinus venosus erfolgt durch einen gegen sein Ende hin immer enger werdenden Gefäßabschnitt. So erhalten sich die Lebervenen bei *Acanthias* z. B. zeitlebens, bei jenen Formen aber, welche wie *Mustelus* einen Lebervenensinus besitzen, schreitet die Ausdehnung der Lebervenen immer weiter fort, bis das die Ausdehnung der Lebervenen umgebende Parenchym vollständig zu Grunde geht und sich zwischen beiden Lebervenenerweiterungen nur mehr ein medianes durchbrochenes Septum erhält. Bei den Rochen<sup>1</sup> scheint sich eine ventral gelegene weite Anastomose zwischen beiden Lebervenensinus zu entwickeln, so dass es zu der Bildung eines Septums nicht kommt.

### Knochenfische.

Über die Entwicklung des Gefäßsystems bei Knochenfischen sind die ältesten Arbeiten die von RATHKE »*Blennius viviparus*« und die von BAER »Über die Entwicklungsgeschichte der Fische« (*Cyprius blica*). Beide Forscher scheinen die allerersten Stadien der Entwicklung der Gefäßstämme nicht gesehen zu haben.

Eine sehr detaillirte und durch gute Zeichnungen illustrierte Beschreibung liefert VOGT von *Coregonus Palea*. Seine Angaben, so weit sie sich auf die Entwicklung des Venensystems beziehen, sind folgende: Die Aorta krümmt sich ein wenig hinter dem After in einem einfachen Bogen ventralwärts und geht in eine Vene über, welche sich wieder in zwei Zweige theilt, die zu jeder Seite unmittelbar auf den Dottersack übergehen<sup>2</sup>. Diese beiden Venen erhalten sich nur kurze Zeit auf beiden Seiten gleich; sie korrespon-

<sup>1</sup> Leider hatte ich über ältere Embryonen, die mir in dieser Richtung Aufschluss gegeben hätten, nicht zu verfügen.

<sup>2</sup> Diese beiden Venen sind offenbar analog den von WENKEBACH bei *Belone* beschriebenen Randvenen des Dottersackes.

diren zunächst mit drei bis fünf Zweigen, welche die Aorta von der Mitte des Körpers bis zum After beiderseits abgiebt, doch sind die Zweige der linken Vene weniger stark und weit als die der rechten. Die Venen der beiden Seiten divergiren bei ihrem Verlaufe über den Dottersack und entfernen sich in der Region der Leberanlage am weitesten von einander, um sich dann plötzlich gegen die Achse des Körpers zu wenden und mit den vorderen Dottervenen (in diese soll in diesem Stadium eine Augenvene direkt übergehen?) und Jugularvenen in den Sinus venosus zu münden. Die linke Dottervene verschwindet nun vollständig und die linkerseits abgehenden Zweige der Aorta münden nun, indem sie über den Dottersack weg verlaufen, in die rechte Dottervene ein. Diese hat inzwischen ihre Lage geändert, sie hat sich dem Rande des Darmes genähert und verlässt ihn erst dort, wo die Zweige von der linken Seite her einmünden. Die so zur unteren Darmvene gewordene Vene beginnt nun sich in der Nähe der Leberanlage zu verzweigen und geht schließlich allmählich in das Kapillarsystem der Leber, in welches auch die Dotterarterien übergehen, auf. Die Cardinalvenen entwickeln sich erst mit Beginn der branchialen Cirkulation. Die Aorta verlängert sich caudalwärts und ventralwärts, von ihr entsteht die Caudalvene, diese verlängert sich nach vorn zu in die Cardinalvene, die ihrer ganzen Länge nach einfach zu sein scheint, sich aber jedenfalls in der Leberregion gabeln dürfte, da in der Gegend der Brustflossen zwei Cardinalvenen vorhanden sind. Die Darmvene löst sich allmählich immer mehr und mehr in das Kapillarsystem der Leber auf, aus welchem dann die zuführenden Dottergefäße hervorgehen. Mit dem Schwinden des Dottersackes verkürzen und reduciren sich die zu- und abführenden Dottergefäße und aus ihnen gehen schließlich die Lebervenen hervor.

So weit RATHKE die Verhältnisse bei *Blennius* verfolgt hat, stimmen sie so ziemlich mit denen bei *Coregonus* überein, nur soll die linke Cardinalvene bei *Blennius* selbständig (was übrigens für *Coregonus* auch wahrscheinlich erscheint) und die Pfortader mit zwei Ästen einem ventralen und einem dorsalen entstehen. Auch LEREBoullet giebt für die späteren Stadien der Gefäßentwicklung der Forelle Angaben, welche mit denen von Vogt für *Coregonus* übereinstimmen. Dagegen bieten die Verhältnisse bei *Cyprinus blica*, wie sie Baer schildert, manche Besonderheiten, was mit den abweichenden Verhältnissen des Venensystems bei den Cyprinoiden überhaupt in Einklang zu bringen sein dürfte. Aus der Arbeit von



WENKEBACH geht hervor, dass sich außer den zwei seitlichen Dottervenen bei *Belone* und *Gobius* auch noch eine mediane entwickelt. Leider sind seine Angaben durchaus nicht erschöpfend und die Zeichnungen, so weit sie sich auf den Gefäßverlauf beziehen, in manchen Punkten nicht von erwünschter Klarheit.

Beim Saibling (*Salmo salvelinus*) habe ich die Entwicklung der Venenstämme, vom Beginne der Cirkulation angefangen, verfolgt und habe zum Theil Befunde zu verzeichnen, welche mit den Angaben VOGT's für *Coregonus Palea* durchaus nicht in Übereinstimmung zu bringen sind<sup>1</sup>.

Die Aorta biegt, knapp hinter dem After einen einfachen kurzen Bogen bildend, in ein ventral von ihr gelegenes rückführendes Gefäß, die Caudalvene, um, welche in diesem Stadium noch ganz kurz an dem hintersten Abschnitte des Darmes vorbei (ob als ein einfacher Stamm an der rechten oder linken Seite oder in zwei sich wieder vereinigenden Stämmen den Darm umgreifend, welch letzteres mir sehr wahrscheinlich erscheint, konnte ich mit Bestimmtheit nicht entscheiden) in das ventral vom Darne gelegene Gefäß, die Subintestinalvene, sich fortsetzt. Diese Vene zieht an der ventralen Seite kopfwärts bis an den Dottersack, auf welchen sie übergeht. Dieser Übergang erfolgt in zweifacher Weise, entweder so, dass sich die Subintestinalvene in zwei Zweige theilt, von denen der eine rechterseits, der andere linkerseits nahe dem Rande der Keimscheibe nach vorn verläuft, um in einem nach vorn und seitlich konvexen Bogen in den Sinus venosus einzumünden; oder es existirt eine Dottervene nur linkerseits, und der in diesem Falle ganz unbedeutende rechte Ast der Dottervene (vgl. Fig. 10) biegt ebenfalls nach links hin um und mündet in das Gefäß der linken Seite. Ich untersuchte mit Rücksicht auf diese eigenthümliche Asymmetrie in der Anlage der Dottervenen Eier von verschiedenen Individuen und fand, dass bei den einen die Mehrzahl der Eier ein symmetrisches Auftreten und nur ausnahmsweise eine asymmetrische Bildung der Dottervenen aufwies, während bei einer anderen Serie von Eiern das Gegentheil der Fall war. Arterien, welche den Dottersack versorgen, waren trotz der größten Aufmerksamkeit nicht nachzuweisen.

<sup>1</sup> Die Eier wurden zum Theil in toto untersucht und die Eihaut durch Eintauchen in Glycerin durchsichtig gemacht, außerdem wurden die Eier aber auch von ihrer Eihülle befreit, nachdem die durch das Glycerin bewirkte Wasserentziehung ein Falten und Durchschneiden der Eihaut ohne Verletzung des Dottersackes möglich gemacht hatte.

In etwas älteren Stadien verlängert sich die Caudalvene parallel mit der Verlängerung der Aorta caudalis nach rückwärts und zwar so, dass die Aorta in ihrer Verlängerung einen Spross vortreibt, der allmählich hohl geworden, Blutkörperchen aufnimmt, die jedoch in dem blindsackartigen Gefäßabschnitte zunächst entsprechend der Pulsation sich auf und ab verschieben, dann entwickelt sich von dort aus allmählich wieder eine bogenförmige Anastomose mit der Caudalvene, und indem sich dieser Vorgang wiederholt, verlängern sich beide Gefäße nach rückwärts. Die Subintestinalvene nimmt mit der wachsenden Menge des Blutes immer mehr an Weite zu. Die aus ihr hervorgehenden Venen des Dottersackes zerfallen inzwischen jederseits in mehrere Stämmchen (ich will hier zunächst nur auf die paarige Anlage der Dottervenen Rücksicht nehmen), welche zum Theil unter einander sich verbindend, in die abführenden Dottervenen jederseits übergehen, das dem Rande der Keimscheibe zunächst verlaufende Gefäßchen ist gewöhnlich stärker als die anderen, und indem es sich weiterhin mit dem der anderen Seite verbindet, wird ein dem Rande der Keimscheibe paralleler venöser Kreis gebildet. Die Aorta sendet nun auch einige Zweigchen an den Darm ab, welche denselben bogenförmig umgreifen und theils in die Subintestinalvene übergehen, theils, nachdem sie den Darm passirt haben, als zuführende Gefäße (mehr als zwei bis drei konnte ich niemals beobachten) des Dottersackes fungiren, jedenfalls aber, nachdem sie den Darm bereits passirt haben, als Venen aufzufassen sind.

Gewöhnlich am dritten Tage nach dem Beginne der Cirkulation überhaupt sieht man die erste Anlage der rechten hinteren Cardinalvene, nachdem bereits etwas früher die vorderen Cardinalvenen sich entwickelt haben.

Während nämlich die Hauptmasse des Blutes aus der Caudalvene noch direkt in die Subintestinalvene abfließt, sieht man an der dorsalen Seite des Darmes, der Aorta unmittelbar anliegend, ein Gefäß, welches genau in der Fortsetzung der Caudalvene gelegen, dort von ihr abgeht, wo sie die Übergangskrümmung in die Subintestinalvene macht. Da die Cardinalvene in diesem Stadium noch sehr eng ist, gelingt es schwer, ihren centralen Verlauf zu verfolgen, von der Vorniere nach vorn zu sieht man sie aber ganz deutlich an der Außenseite dieses Organes hervortreten, und auch linkerseits sieht man die etwas schwächere Vene mit der mächtigen Dotterdarmvene und der vorderen Cardinalvene zusammenmünden.

Die rechte Cardinalvene nimmt bald an Weite zu und, gleichen Schritt damit haltend, ergießt sich der Blutstrom aus der Caudalvene immer mehr in sie<sup>1</sup>. Von diesem Augenblicke an wird die ursprünglich sehr weite Verbindung zwischen Caudal- und Subintestinalvene immer enger und verschwindet schließlich vollständig und die Subintestinalvene wird nunmehr nur durch das dem Darm durch seine Arterien zugeführte Blut gespeist. Es hat sich in der That inzwischen auch eine ziemlich starke Arterie entwickelt, die an der Umbeugungsstelle der Subintestinalvene, welche sich kopfwärts etwas vorgeschoben hat, vorbeiziehend an die dorsale Seite des Darmes gelangt<sup>2</sup>. Während dieser Veränderungen im System der Körpervenen hat sich hauptsächlich auf der hinteren Partie des Dottersackes ein schönes Gefäßnetz entwickelt, welches ungefähr die eine Hälfte des Dotters überzieht und von einer ringförmigen Randvene begrenzt wird, welche vorn zu beiden Seiten in den Ductus Cuvieri als abführende Dottervene einmündet. Noch immer ist die ursprünglich paarige Anlage des Dottersackkreislaufes zu erkennen, erst mit dem Auftreten der Leber verschwindet dieselbe allmählich. Die Leberanlage scheint von allem Anfange an mit der Subintestinalvene, dort, wo sie sich in ihre Äste theilt, im Zusammenhange zu stehen, sie scheint die Äste der Subintestinalvene mit ihren Schläuchen gewissermaßen zu umwuchern, und zwischen diese Schläuche hinein entstehen dann wieder neue Gefäßbahnen, so dass schließlich die Leberanlage von ein paar stärkeren und einer Menge von kleineren Venen durchströmt erscheint. Während sich die Leber entwickelte, hat jedoch das centrale Ende der Subintestinalvene eine Lageveränderung erfahren, deren Entstehung ich zu folgen leider nicht in der Lage war. Während nämlich die Subintestinalvene ursprünglich unmittelbar von der ventralen Seite des Darmes weg auf den Dottersack übergeht, biegt sie sich, wenn einmal die erste Leberanlage deutlich sichtbar ist, an der linken Seite des Darmkanales dorsalwärts auf und gelangt über dem Darne weg auf die

---

<sup>1</sup> Sobald die Circulation, wie dies bei den von der Eihaut befreiten Embryonen sehr bald geschieht, anfängt zu ermatten, erfolgt sogar ein förmliches Aussaugen des Blutes aus dem hinteren Abschnitt der Subintestinal- in die Cardinalvene.

<sup>2</sup> Im ersten Augenblicke scheint es Einem, als würde diese Arterie direkt in die Subintestinalvene einmünden, bei genauer Beobachtung sieht man jedoch deutlich, dass sie an der rechten Seite dieses Gefäßes vorbeizieht. Wahrscheinlich ist VOGT in diesen Irrthum verfallen, vide seine Arbeit (Tab. II, 4S).



rechte Seite des Dottersackes zur Leberanlage. Einen direkten Übergang von Arterien in die Subintestinalvene habe ich in keiner Entwicklungsperiode nachweisen können. Ist die Leber einmal gehörig entwickelt, so sieht man an der rechten Seite des Darmes vorbei einen ganz unbedeutenden Ast der Darmarterie zu ihr hinziehen. Inzwischen umwächst das Venennetz den Dottersack immer mehr, und während der den Gefäßbezirk des Dottersackes abgrenzende venöse Ring bis zur größten Peripherie des Dottersackes früher an Größe immer mehr zugenommen hatte, verkleinert sich dieser Ring immer mehr und mehr<sup>1</sup>, bis schließlich nur mehr eine kleine Partie des Dottersackes unterhalb vom Kopfe des Embryo frei von Gefäßen erscheint. Die rechte Cardinalvene verläuft bis in die Nähe der Vorniere in der Medianebene, scheint dieses Organ mit mehreren Ästen zu passiren und erscheint kopfwärts von der Vorniere an der Außenseite derselben gelegen wieder als ein mächtiger Stamm. Die linke Cardinalvene ist viel schwächer als die rechte und entsteht, wie ich dieses aus gelungenen Schnittserien entnehme, erst aus der Vorniere und war ein Zusammenhang zwischen rechter und linker Cardinalvene nicht nachzuweisen.

Die Weiterentwicklung der Venen scheint sich von der Art und Weise, wie sie VOGT für *Coregonus Palea* beschrieben, nicht wesentlich zu unterscheiden.

Es erübrigt nun noch die Entwicklung der Dottersackekirkulation für jene Formen zu beschreiben, bei welchen nur eine abführende linke Dottervene vorhanden ist (Fig. 10).

Die Subintestinalvene theilt sich in diesen Fällen bei ihrem ersten Erscheinen in zwei Zweige, von denen jedoch der rechte in den linken übergeht. Diese beiden Zweige zerfallen wieder in eine Reihe von Zweigchen, welche sich netzartig unter einander verbinden; da aber die Äste der rechten Seite alle nach links hinüberziehen, ist die ursprünglich symmetrische Anordnung der Subintestinalvenenäste bald nicht mehr zu erkennen. Die rechte Seite des Dottersackes bleibt jedoch nicht frei von Gefäßen, sondern die Grenze des Gefäßnetzes schiebt sich rechterseits immer weiter vor, der von Gefäßen freie Theil ist jedoch selten kreisförmig begrenzt.

<sup>1</sup> In diesen Stadien zeigt das Gefäßnetz ein ganz ähnliches Bild, wie RATKE es bei Embryonen von *Blennius* gesehen und abgebildet hat, nur dass dort sich die beiden abführenden Dottervenen zu einem gemeinsamen medianen Stamme vereinigt haben, während sie hier noch getrennt zu beiden Seiten einmünden.

Auch bei derartig asymmetrisch angelegten Dottervenen war der Übergang von Arterien in die Dottersackcirkulation nicht nachzuweisen.

Möglicherweise mag es in einzelnen Fällen auch vorkommen, dass die Dottervenenanlage eine paarige war, dass aber die rechte Dottervene frühzeitig zu Grunde ging, wofür die einige Male gemachte Beobachtung zu sprechen scheint, dass der Sinus venosus rechterseits eine mit dem Dottersacke verbundene, konische, mit Blut erfüllte Fortsetzung besaß; doch ist dieses gewiss selten und nur als eine Ausnahme von der Regel zu betrachten.

Bei der Forelle ist die Bildung der Dottervene, nach den späten Stadien zu urtheilen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ebenfalls eine asymmetrische.

Die Verhältnisse bei *Salmo salvelinus* unterscheiden sich demnach von denen bei *Coregonus Palea* hauptsächlich dadurch, dass die Dottervenen beim Saibling, wenn sie paarig angelegt waren, auch paarig weiter bestehen, oder wenn sich nur die linke angelegt, diese das ganze Blut des Dottersackes dem Herzen zuführt; während die ursprünglich paarige Anlage bei *Coregonus* sich dahin abändert, dass die rechte Dottervene späterhin das ganze Dottervenenblut aufnimmt. Diesem Unterschiede ist jedoch keine besondere Wichtigkeit beizulegen, wenn man bedenkt, dass beim Saibling einmal bloß die linke, dann wieder beide Dottervenen entwickelt sind.

Viel auffallender gestaltet sich der Unterschied der Dottersackcirkulation für die späteren Stadien, wenn die Angaben und Zeichnungen VOGT's richtig sein sollten, was entschieden zu bezweifeln ist, da man sich kaum vorstellen kann, dass bei den Vertretern einer Familie so principielle Unterschiede im Verlaufe der Entwicklung des Dottersackkreislaufes auftreten sollten, um später wieder spurlos zu verschwinden.

VOGT giebt an, dass Arterien in größerer Anzahl auf die linke Seite des Dottersackes übergehen, um sich weiter mit den Venen der rechten Seite zu verbinden; außerdem sollen auch rechterseits Arterien sich mit dem venösen Dottersacknetze verbinden und insbesondere eine stärkere Arterie an der Umbeugungsstelle der Subintestinalvene in dieselbe übergehen.

Auch mir schien es Anfangs, als würden Arterien direkt auf den Dottersack oder in die Subintestinalvene übergehen, doch konnte ich mich mit voller Bestimmtheit davon überzeugen, dass diese Zweigchen der Aorta zunächst auf den Darm übergingen, kein größeres Ka-

liber besaßen, als die Übergangsschlingen an anderen Stellen, wie z. B. im Schwanze der Aorta caudalis in die Vena caudalis, und dass somit der in die Subintestinalvene und auf den Dottersack übergehende Theil eines solchen Gefäßes als Vene zu betrachten war.

Auch das Verhältnis der Subintestinalvene zur Leber wäre nach VOGT ursprünglich ein anderes, indem die Subintestinalvene zuerst an diesem Organe, welches jedoch bereits von arteriellen Zweigen durchflossen würde, vorbei an den Dottersack ginge und erst allmählich in den Leberkreislauf einbezogen würde, während beim Saibling ein Zusammenhang zwischen der Leberanlage, sobald sie einmal deutlich zu erkennen war, und der Subintestinalvene und ihren Ästen wahrzunehmen ist. Ist der Dottersackkreislauf endlich fertig gebildet, so ist er nach VOGT bei Coregonus, abgesehen von den kleinen, in die Leber eintretenden Arterienzweigen, eben so rein venös, wie beim Saibling und bei der Bachforelle.

Die Befunde bei *Salmo salvelinus* stimmen aber auch mit denen, welche RATHKE für *Blennius viviparus* beschreibt und angiebt, besonders für jene Fälle, wo zwei abführende Dottervenen vorhanden sind, fast vollständig überein, nur dass diese bei *Blennius* schon ziemlich früh vor dem Kopfe zu einem medianen Stamme verschmelzen. Von Arterien, welche auf den Dottersack übergingen, hat RATHKE bei *Blennius* nichts gesehen; auch bei dieser Form ist demnach die Dottercirculation eine rein venöse.

Vergleicht man die Entwicklung des Venensystems bei den Elasmobranchiern mit der bei den wenigen Formen der Teleostier, für welche sie bekannt wurde, so zeigt es sich, dass bei beiden die erste sich entwickelnde Vene ein subintestinales Gefäß ist, und dass sich erst in zweiter Linie die Cardinalvenen entwickeln, während diese aber bei den Selachiern stets symmetrisch angelegt sind, finden wir sie bei den Knochenfischen (Salmoniden) in ihrer ersten Anlage oft schon hochgradig asymmetrisch und nur für jene Formen, welche zeitlebens beiderseits gleich starke Cardinalvenen besitzen, ist man zur Annahme einer symmetrischen Anlage gezwungen. Grundverschieden aber scheinen in diesen beiden Ordnungen der Fische die Verhältnisse der Dottersackcirculation zu sein, denn während bei den Teleostiern, so weit dieses bekannt ist, die Subintestinalvene als zuführendes Dottersackgefäß fungirt, ist es bei den Selachiern (BALFOUR) ein Ast der Aorta, der sich in das Kapillarnetz des Dottersackes auflöst, aus welchem dann eine abführende Dottervene hervorgeht, welche hinter der Leber in die Subintestinalvene einmündet. Wie die



eigenthümlichen Verhältnisse der Dottersackcirkulation bei der einen und bei der anderen Ordnung zu erklären und von einander abzuleiten sind, lässt sich bei dem Wenigen, was über die Entwicklung des Venensystems bei den Fischen überhaupt bekannt ist, kaum angeben. Vielleicht liegt für die Entwicklung eines rein venösen Dotterkreislaufes bei den Teleostiern ein Grund darin, dass das Kapillarnetz des Dottersackes bei der Resorption des Dotters eine Hauptrolle übernimmt, indem, wie dies BALFOUR für die Forelle und den Lachs angiebt, die Verbindung zwischen Dottersack und Darm frühzeitig schwindet.

Betrachtet man das Venensystem im vollständig ausgebildeten Zustande, wie es uns in den einzelnen Ordnungen der Fische entgegentritt, mit Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte, so lässt sich ungefähr Folgendes sagen: Das ursprüngliche Verhältnis, in welchem ein einziger subintestinal gelegener Venenstamm entwickelt ist, wie bei *Amphioxus* und den Embryonen sämtlicher Fische, findet sich bei keiner der bekannten Formen. Überall sind bereits paarige, zu beiden Seiten der Aorta gelegene Längsvenenstämme des Rumpfes, die Cardinalvenen, entwickelt. Als die primitivste Form des Venensystems ist demnach gewiss diejenige zu bezeichnen, bei welcher, wie dies bei *Petromyzon* thatsächlich der Fall ist, die Subintestinalvene zwar ihrer ganzen Länge nach noch erhalten bleibt, daneben aber zwei vollkommen symmetrisch angelegte hintere Cardinalvenen vorhanden sind<sup>1</sup>.

Bei den Selachiern erscheint das Venensystem schon in einer höher entwickelten Form. Zwar erhält sich hier bei einigen Formen die Subintestinalvene in der Spiralklappe des Darmes wenigstens eine Strecke weit zeitlebens, fehlt jedoch bei den meisten Formen schon vollständig. Die Cardinalvenen sind jedenfalls immer in ihrer Anlage symmetrisch, erhalten aber diese Symmetrie nur bei einigen Formen zeitlebens, wenn aber eine Asymmetrie vorhanden ist, so ist dieselbe nie hochgradig. Bei allen Formen ist ein Nierenpfortadersystem mit der Vena caudalis als Vena renalis advehens ausgebildet. Bietet aber das Venensystem der Elasmobranchier mit Rücksicht auf die geschilderten Verhältnisse Anklänge an ein primitives Verhalten, so erscheint es andererseits wieder viel höher entwickelt als bei allen anderen Ordnungen der Fische, die Dipnoer ausgenommen. So ist

<sup>1</sup> Äußerst merkwürdig erscheint es, dass bei den Myxinoiden das Venensystem so hochgradig modificirt ist.

als ein Merkmal der höheren Entwicklung, die, wie es scheint, bei allen Formen vorhandene, entweder unmittelbare oder mittelbare, durch die Genitalvenen hergestellte Verschmelzung der beiden Cardinalvenen am Kopfende der Nieren, weiter die bei sämtlichen Formen ausgebildeten Seitenvenen, anzusehen. Am höchsten entwickelt erscheint das Venensystem bei den Rochen durch das Auftreten paariger Verbindungen zwischen Cardinal- und Lebervenen, welche höchst wahrscheinlich als Hohlvenenbildungen aufzufassen sind.

Bei den Ganoiden erhält sich von der Subintestinalvene nichts mehr, die hinteren Cardinalvenen sind im geringen Grade asymmetrisch und treten unter einander nicht in Kommunikation, das Nierenpfortadersystem und die Lebervenen erinnern an die Verhältnisse bei den Selachiern.

Bei den Teleostiern erhalten die Cardinalvenen nur bei einigen Formen ihre ursprüngliche Symmetrie, bei den meisten Formen herrscht bereits in der Anlage eine hochgradige Asymmetrie, welche bei wenigen bis zum Verschwinden der rechten oder der linken Cardinalvene gedeiht. Gerade bei jenen Formen, bei welchen die Asymmetrie eine hochgradige ist, setzt sich die Caudalvene direkt in die rechte (oder linke) Cardinalvene hinein fort, und nur bei den Formen, bei welchen keine oder nur eine geringgradigere Asymmetrie vorhanden ist, löst sich die Caudalvene pfortadermäßig in der Niere auf. Zieht man die analogen Verhältnisse bei den Selachiern und Ganoiden in Betracht, so wird man wohl die letztere Form (JACOBSON's II. Form des Nierenpfortadersystems) des Venensystems als die ursprünglichere betrachten, und die erstere (I. Form JACOBSON's) als eine schon in ihrer Anlage bedeutend modificirte ansprechen müssen. Diejenigen Formen des Venensystems aber, wo die Caudalvene oder sonst eine Vene des hinteren Rumpfabchnittes mit der Pfortader zusammenhängt, oder in welchen die Caudalvene doppelt erscheint, stellen noch höhergradige Modifikationen dar, zu deren Verständnis der Schlüssel, nämlich die Kenntnis ihrer Entwicklung, aussteht.

Bei Lepidosiren, dem einzigen Dipnoer, dessen Venensystem untersucht ist, erscheint der ursprüngliche Typus des Venensystems nicht nur fast gänzlich verwischt, durch das Vorhandensein zweier Hohlvenen und das Fehlen der Cardinalvenen, deren kümmerliche Reste die Venae azygae darstellen dürften, sondern auch hochgradig modificirt durch das Vorhandensein einer doppelten Caudalvene und die eigenthümlichen Verhältnisse des Nierenpfortadersystems. Er-

scheint demnach das Venensystem in gewisser Hinsicht sehr hoch entwickelt, so können wir doch wegen der vorhandenen Modifikationen des ursprünglichen auch bei den Amphibien in ihrer Entwicklung wieder auftretenden Typus, einen Anknüpfungspunkt für die Erklärung der Verhältnisse dort nicht finden.

### Amphibien.

#### Untersuchtes Material.

<i>Salamandra maculosa</i> ,	<i>Proteus anguineus</i> ,
<i>Salamandra atra</i> ,	<i>Bombinator igneus</i> ,
<i>Triton cristatus</i> ,	<i>Bufo cinereus</i> ,
<i>Triton alpestris</i> ,	<i>Pelobates fuscus</i> ,
<i>Pelonectes Boscai</i> ,	<i>Rana temporaria</i> ,
<i>Pleurodeles Waltlii</i> ,	<i>Rana esculenta</i> ,
<i>Siredon pisciformis</i> ,	<i>Hyla arborea</i> .

### Gymnophionen.

Die Kenntnis des Venensystems der Gymnophionen beschränkt sich auf das, was aus den Angaben RATHKE'S und WIEDERSHEIM'S hervorgeht. Nach RATHKE bildet die Caudalvene, indem sie sich in zwei an der Dorsalseite der Nieren verlaufende Zweige theilt, eine Vena renalis advehens, außerdem erhalten die Nieren ihr Blut auch noch aus einer großen Anzahl Musculoparietalvenen. Abführende Nierenvenen sind in erster Linie die Hohlvene, welche jedoch nicht wie bei den übrigen Amphibien in die Lebersubstanz eingebettet ist, und die vordere Nierenvene, wie RATHKE einen schwachen Längsvenenstamm nennt, der in der Höhe des Pankreas mit der Hohlvene zusammenhängt und zwischen den vorderen Abschnitten der Nieren nach vorn verläuft, um rechterseits mit der Vena jugularis dextra und der hinteren Hohlvene zusammen zu münden. Die Vena abdominalis (epigastrica R.) entspringt mit ihren Zweigen aus der Kloake und der Harnblase und begiebt sich an der vorderen Bauchwand kopfwärts verlaufend zur Leber. Die Pfortader stellt einen an der dorsalen Seite des Dickdarmes dorsal vom Darm im Gekröse eingebetteten, nach vorn zur Leber verlaufenden Stamm dar. WIEDERSHEIM bestätigt im Wesentlichen diese Angaben RATHKE'S.



### Urodelen.

Da die Urodelen in Bezug auf die Verhältnisse ihres Venensystems ziemlich übereinstimmen, bei *Salamandra* aber, wie es scheint, die primitivsten Verhältnisse vorhanden sind, so will ich das Venensystem dieses Thieres, so weit es für unsere Betrachtungen wichtig ist, eingehender schildern und anschließend an diese Beschreibung, die Verschiedenheiten, wie sie sich bei den übrigen untersuchten Formen ergeben, anführen. In der *Histoire naturelle de la Salamandre terrestre* hat *RUSCONI* einige ganz vorzügliche Abbildungen des Venensystems gegeben, scheint aber trotzdem einige wichtige Details nicht gekannt zu haben; leider ist der Text, gerade über das Venensystem sehr mangelhaft gehalten. Es mag daher einigermaßen gerechtfertigt erscheinen, die Verhältnisse bei *Salamandra* nochmals zu besprechen (Fig. 4 und umstehendes Schema).

Die *Vena caudalis*, welche das Blut des Schwanzes aufnimmt, theilt sich unmittelbar nach ihrem Austritte aus dem Subvertebralkanal in zwei gleich starke Äste, welche an die Nieren herantretend sofort in eine große Anzahl von Ästen zerfallen, welche sich hauptsächlich an der lateralen Seite der beiden Nieren verzweigen. Als weitere zuführende Venen der Nieren fungiren die Venen der hinteren Extremität (*V. iliacae*), welche, indem sie an die Nieren herantreten, sich sofort in zwei Zweige theilen, von welchen der hintere sich vollständig in der Niere verzweigt und mit den Ästen der Caudalvene Anastomosen eingeht, während der vordere eine kurze Strecke dem Außenrande der Nieren folgend einige kleine Äste an dieselben abgiebt, um schließlich in einem Bogen ventralwärts zu ziehen und sich mit dem gleichen Stamme der gegenüber liegenden Seite über der Symphyse zu einem medianen Stamme der Abdominalvene zu vereinigen. — Manchmal, und damit stimmt die Abbildung bei *RUSCONI*, entsteht das Wurzelstück der Abdominalvene aus der *Vena iliaca* vor ihrem Herantreten an die Nieren.

Die Venen der Kloake münden in einer an der ventralen Seite der Symphyse (*V. superficielle du bassin* *RUSCONI*) gelegenen Venenstamm, welcher nach außen mit der *Vena iliaca* anastomosirt, nach vorn aber sich in zwei Stämmchen theilt, welche rechts und links in die beiden Wurzelstücke der Abdominalvene einmünden (eine Verbindung, welche *RUSCONI* nicht verzeichnet). Beim Weibchen bildet der eine Ast der Vene der hinteren Extremität einen längs

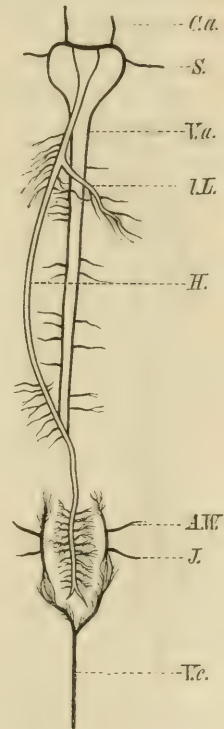
des Nierenrandes kopfwärts verlaufenden längeren Stamm, in welchen die Venen aus der untersten Partie des Eileiters, welcher zur Aufnahme der sich entwickelnden Eier bestimmt ist, einmünden, eine besondere Vene, welche, wie dies JOURDAIN angiebt, die Oviductvenen aufnimmt und zur Abdominalvene zieht, existirt nicht. In einiger Entfernung vom Beckenrande mündet in die Abdominalvene der gewöhnlich vereinigte Stamm der Blasen- und Rectalvenen, häufig münden jedoch ein oder zwei Blasenvenen getrennt ein. Die Vene des Rectum bezieht ihr Blut von der ventralen Seite dieses Darmabschnittes, während die dorsale Seite zum Theil noch in das Gebiet der Pfortader fällt: feinere Anastomosen zwischen beiden Gefäßgebieten sind häufig vorhanden. Indem die Abdominalvene in der Medianlinie subperitoneal gelegen nach vorn zieht, nimmt sie von der vorderen Bauchwand eine Reihe von Zweigchen auf und gelangt schließlich an den Leberrand; ihre Verbindung mit der Pfortader soll bei diesem Gefäße besprochen werden. Die hintere Hohlvene entsteht mit zwei aus der hintersten Partie der Nieren hervortretenden Zweigen und zieht ventral von der Aorta zwischen die beiden Nieren eingelagert kopfwärts, dabei nimmt sie sämtliche rückführenden Venen aus den Nieren, die Ovarial- oder Hodenvenen, verschieden an Anzahl und Stärke, und eine Anzahl von Venen des Oviducts auf. Die Kapillaren zwischen zuführenden und abführenden Nierenvenen sind sehr weit, so dass leichtflüssige Injektionsmassen dieselben ohne Schwierigkeit passiren. In der vorderen verschmälerten Partie der Nieren, wo die Rumpfwand- und Spinalvenen als zuführende Gefäße fungiren, ist dies am schönsten ersichtlich.

Am Kopfe der Nieren, dort, wo die Arteria intestinalis von der Aorta abgeht, entfernt sich die Hohlvene von der Aorta und zieht in das Mesenterium commune eingelagert zur Leber und tritt in einen zapfenförmigen Fortsatz derselben ein, welcher, da er offenbar mit der Bildung der Hohlvene im Zusammenhange steht, als Hohlvenenfortsatz der Leber zu bezeichnen wäre, durchbricht dann die hinterste Partie der Leber, um schließlich an ihrer ventralen Oberfläche zu erscheinen und um dort stets erkennbar kopfwärts zu verlaufen. Während ihres Verlaufes in der Leber nimmt sie eine Menge von kleineren und eine besonders große aus der linken Leberhälfte stammende Lebervene auf. Knapp vor dem Herzen verlässt sie die Leber, erweitert sich leicht ampullenförmig und erhält an dieser Stelle Zufluss aus zwei Venen der vorderen

Bauchwand, welche entweder knapp neben einander oder zu einem kurzen Stamme vereinigt in sie einmünden; in der Nähe ihrer Einmündung besitzen sie Klappen, welche den Rückfluss des Blutes aus der Hohlvene verhindern (HYRTL beschreibt eine Verbindung dieser beiden Venen mit den beiden Ductus Cuvieri [Venae innominatae]). Dort, wo die Vena cava sich zur Leber wendet, münden in sie, gewöhnlich durch die dazwischen liegende Arteria intestinalis von einander getrennt, zwei Venen ein, welche zu beiden Seiten der Aorta verlaufend, Venen der Rumpfwand und Spinalvenen, beim Weibchen Venen der entsprechenden Abschnitte der Oviducte aufnehmen. (RUSCONI nennt diese Vene Veine de l'oviduct, trotzdem sie fast in derselben Weise, wie beim Weibchen, auch beim Männchen entwickelt ist. HYRTL nennt diese Vene viel richtiger Vena azygos.) Diese beiden Venen halten sich zu beiden Seiten der Aorta (vgl. Fig. 4) bis an die Abgangsstelle der Arterie der vorderen Extremität, wo zu beiden Seiten der Aorta, von der Schädelbasis herabziehend, zwei kleine Venen in sie einmünden (inkonstant eine kleine die Nerven begleitende Vene), und wenden sich in einem Bogen, den Ösophagus und die Lungenstiele umgreifend, ventralwärts, um sich mit den Subclaviën zu einem gemeinsamen Stamme zu vereinigen, in welchen dann die beiden Jugularvenen jederseits einmünden und die Ductus Cuvieri bilden, von denen der rechte fast doppelt so lang ist als der linke. Weder RUSCONI noch HYRTL kennen die Verbindung dieser beiden Venen mit den Subclaviën.

Die Pfortader beginnt am vordersten Abschnitt des Enddarmes, wo sie, wie schon erwähnt, mit dem Gebiete der Abdominalvene zusammenhängt, zieht dann, in ziemlicher Entfernung vom Darne eine große Menge von Ästen aus dem Dünndarm aufnehmend, zur Leber, dabei zieht sie rechts am Pankreas vorbei, wobei sie außer Venen aus diesem Organe eine Milz-Magenvene aufnimmt, überkreuzt dann das Anfangs-

Fig. 5.

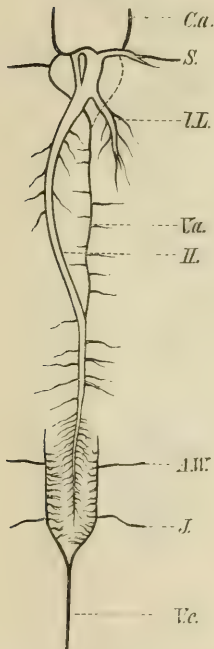


- Ca V. Cardinalis anterior.  
 S V. Subclavia,  
 Va V. azygos,  
 IL V. hepat. sin.,  
 H hintere Hohlvene,  
 AW Wurzel der Abdominal-  
 vene,  
 J V. iliaca,  
 Tc V. caudalis.



stück des Dünndarmes an seiner dorsalen Seite und nimmt bei ihrem Herantreten an die konkave dorsale Fläche der Leber den vereinigten kurzen Stamm der Abdominal- und Längsvene des Dünndarmes (RUSCONI'sche Vene, weil von diesem Autor zuerst beschrieben) auf. Weiter verläuft die Pfortader ungefähr in der Mitte der konkaven dorsalen Fläche der Leber kopfwärts, nimmt dabei einerseits Magenvenen auf und verzweigt sich andererseits in der Leber.

Fig. 6.



Bei *Salamandra atra* sind die Verhältnisse fast genau eben so wie bei *Salamandra maculosa*, nur die Art und Weise der Einmündung der Längsvene des vordersten Dünndarmabschnittes ist anders. Während nämlich bei *Salamandra maculosa* diese Vene in ihrem ganzen Verlaufe ventralwärts dem Darne anliegt und mit der Abdominalvene zusammen einmündet, umgreift bei *Salamandra atra* diese Vene den Dünndarm mit ihrem Endstück und geht, in das Mesenterium eingelagert, zur Pfortader, in welche sie sich schließlich ergießt. Ausnahmsweise findet sich auch bei *Salamandra maculosa* ein derartiges Verhalten. (RUSCONI giebt eine Abbildung der von ihm entdeckten Vene, welche diese Varietät, nicht aber das regelmäßige Verhalten zeigt.)

Die Verhältnisse bei Triton (Fig. 8 und nebenstehendes Schema) weichen nur in einigen Punkten von denen bei *Salamandra* ab. Das Nierenpfortadersystem ist ähnlich gebildet, die untersten Venen des Oviductes sind ebenfalls zuführende Nierenvenen. Nur in Bezug auf die Vena azygos sind diese beiden Thiere wesent-

lich von einander verschieden; bei Triton nämlich existirt normalerweise nur eine Vena azygos, welche ventralwärts von der Aorta liegt und von beiden Seiten her die Spinal-, Muskel- und Oviductvenen aufnimmt, kopfwärts theilt sich die Vene manchmal in zwei Zweige, welche die beiden auch hier vorhandenen, von der Schädelbasis herabziehenden Venen aufnehmen, um dann beide in gleicher Weise wie bei *Salamandra* mit den Subelavien zusammen zu münden, oder die Vena azygos ist in ihrem ganzen Verlaufe unpaarig und mündet dann manchmal mit der rechten manchmal mit der linken

Subclavia zusammen. Die Vena cava posterior durchbohrt in ähnlicher Weise wie bei Salamandra die Leber (ein Hohlvenenfortsatz der Leber existirt hier ebenfalls), nimmt aus der rechten Leberhälfte eine Menge kleinere Lebervenen und unmittelbar nach ihrem Austritte aus der Leber die starke Lebervene aus der linken Leberhälfte auf und erscheint dann weiter wie bei Salamandra etwas ampullenförmig erweitert, um schließlich mit dem Ductus Cuvieri zusammen zu münden. Eine bei Triton allein vorkommende Verbindung, welche zwei Bauchdeckenvenen aufnimmt, besteht zwischen dem rechten Ductus Cuvieri und der Hohlvene, gebildet durch eine Vene, welche ungefähr ein Fünftel des Durchmessers der Hohlvene besitzt und einerseits in den Ductus Cuvieri kurz nach der Einmündung der Subclavia, andererseits in die Hohlvene an ihrer Vereinigungsstelle mit der linken Lebervene mündet. Die Pfortader mit ihren Ästen verhält sich wie bei Salamandra atra.

*Peloneetes Boscai* verhält sich in Bezug auf sein Venensystem, so weit ich dasselbe an dem einen Exemplar, welches mir zur Verfügung stand, untersuchen konnte, wie Triton.

Die Venen von *Pleurodeles Waltlii* verhalten sich ähnlich wie bei Salamandra. Die Vena azygos ist ebenfalls paarig, auch eine Rusconi'sche Vene des Duodenum ist vorhanden, jedoch ganz kurz und schwach und mündet wie bei Triton in den Stamm der Pfortader ein.

*Siredon pisciformis* zeigt, wenn sein Venensystem normal entwickelt ist, ganz dieselben Verhältnisse, wie Salamandra, nur mangelt ihm die Rusconi'sche Vene vollständig und die Pfortader nimmt in ihr Wurzelgebiet den größten Theil des Enddarmes auf, während nur aus seiner untersten Partie eine kleine Vene zur Abdominalvene zieht, und stimmt somit in diesem Punkte mit den Batrachiern überein. Varietäten der Venenstämme scheinen bei *Siredon* ungemein häufig zu sein, wenigstens fand ich unter den von mir untersuchten Exemplaren sechs mit Varietäten hohen Grades behaftet. Ich werde auf diese Varietäten bei der Vergleichung der einzelnen Formen unter einander näher eingehen.

*Proteus anguineus* (Fig. 6) unterscheidet sich wieder in vielen Punkten von den übrigen Formen. Die Vena caudalis theilt sich nach ihrem Eintritte in die Bauchhöhle in einen linken stärkeren und einen rechten schwächeren Ast, welche beide am entsprechenden Nierenrande kopfwärts verlaufen. Die linke, stärkere entlässt kurz, nachdem sie an die Niere gelangt ist, eine starke Vene, welche

den Enddarm umgreifend, auf diesem Wege die Vene der linken hinteren Extremität aufnimmt, sie bildet die Wurzel der Abdominalvene. Rechterseits mündet in die zuführende Nierenvene die Vene der rechten hinteren Extremität. DELLE CHIAJE gab bereits an, dass die Abdominalvene nur eine Wurzel habe, erkannte aber die Verhältnisse nicht richtig, indem er angiebt, dass sich die Caudalvene in zwei paarige und einen unpaaren Zweig theilt, welch letzterer die Wurzel der Abdominalvene darstelle. Die Abdominalvene verläuft an der vorderen Bauchwand, in ein kurzes Gekröse befestigt, in welchem die in sie einmündenden Bauchdeckenvenen stellenweise schöne Netze bilden, welche sich auch noch auf das ventrale Lebergkröse fortsetzen, von wo aus dann aber die Venen direkt in die Leberverzweigungen der Pfortader einmünden. Die Hohlvene entsteht als unpaarer Stamm im hintersten Abschnitt der Nieren, nimmt während ihres Verlaufes sämtliche Nierenvenen, die Venen der entsprechenden Partien der Eileiter und die Ovarial- oder Hodenvenen auf, außerdem von der dorsalen Seite die Lumbalvenen, von denen nur eine (HYRTL) zur JACOBSON'schen Vene zieht. Die Nierenvenen bilden besonders im vordersten Abschnitte der Nieren ein schönes Netz, welches zum Theil die Aorta umspinnt und kopfwärts mit der Vena azygos zusammenhängt. Eine bereits von HYRTL angegebene Besonderheit bei Proteus (und Siren) ist das Einmünden von Lungenvenen in die Hohlvene, dort wo der Lungensack durch ein Gekröse an sie fixirt ist. Gewöhnlich sind es mehrere kleine Venenstämmchen, welche unter einander anastomosiren, die von der Lunge zur Hohlvene ziehen. (Eine Verbindung dieser Venen mit Ovarialvenen, wie dies HYRTL angiebt, habe ich niemals auffinden können.) Dort, wo die Vena cava in ein den rechten Leberlappen an das Mesenterium commune fixirendes Gekröse von der Aorta weg zur Leber zieht, mündet in sie gewöhnlich als ein einfacher Stamm die Vena azygos. Diese Vene liegt dann an der ventralen Fläche der Aorta, durch reichliche Anastomosen mit den Nierenvenen verbunden, theilt sich aber dann bald in zwei rechts und links von der Aorta verlaufende Stämmchen, welche theils durch quere, theils durch schief verlaufende Anastomosen vielfach mit einander in Verbindung stehen, und diese münden, kopfwärts den Ösophagus und die Lungenstiele umschlingend, beiderseits in die Subclavien oder, wie dies häufig der Fall ist, vereinigt sich die linke wieder mit der rechten und letztere mündet dann allein mit der rechten Subclavia zusammen.



Die Hohlvene hält sich, nachdem sie an die Leber gelangt ist, stets an ihrem rechten Rand in eine seichte Furche eingebettet und nimmt hier nach und nach, bis sie das Kopffende der Leber erreicht hat, wo sie eine besonders starke Vene des linken Leberlappens aufnimmt, sämtliche Lebervenen auf und mündet schließlich mit den beiden Ductus Cuvieri in den Sinus venosus.

Die Pfortader beginnt an der dorsalen Seite des Enddarmes und nimmt, indem sie in geradem Verlaufe kopfwärts zieht, nach und nach die Darmvenen auf, schließlich zieht sie, um an die Leber zu gelangen, an der rechten Seite des Darmkanals vorbei, bei welcher Gelegenheit sie eine starke Magen-Milzvene aufnimmt, um sich schließlich am caudalen Ende der Gallenblase mit der Abdominalvene und den aus dem die Gallenblase umspinnenden Venennetze stammenden Venen zu vereinigen. Hier theilt sie sich in zwei große Zweige, deren einer, kopfwärts ziehend, noch einige Magenvenen aufnimmt, während der andere, caudalwärts an der dorsalen Kante der Leber verlaufend, schließlich mit einem Büschel von Zweigen in dem Gekröse endigt, welches Vena cava mit der Leber (vgl. Fig. 6) verbindet; in einigen Fällen konnten hier auch kleine Anastomosen zwischen Vena cava und Vena portae nachgewiesen werden. Die RUSCONI'sche Vene fehlt auch hier vollständig.

### Batrachier.

Da unsere einheimischen Batrachier (exotische Formen standen mir leider nicht zur Verfügung) mit Ausnahme von Bombinator, auf welche Form ich zum Schlusse zurückkommen werde, in Bezug auf das Venensystem fast vollständig übereinstimmen, so verweise ich auf die ganz genauen Angaben und Zeichnungen, welche ECKER in seiner Anatomie des Frosches über das Venensystem giebt, weil ich nicht in der Lage wäre, irgend etwas Neues diesbezüglich anzuführen. Ich werde mich daher bei der Vergleichung der Anuren mit den Urodelen an die Angaben ECKER's halten.

Nur Bombinator (Fig. 5) unterscheidet sich in einem wesentlichen Punkte von sämtlichen anderen einheimischen Batrachiern: während nämlich für diese der Mangel der Vena azygos geradezu charakteristisch ist, sind bei Bombinator lateralwärts an jedem Aortenbogen verlaufend, zwei Venae azygeae vorhanden, welche dort aus der Vena cava hervorgehen, wo diese von der Arteria intestinalis überkreuzt wird, so zwar, dass die links von der Vena cava ge-

legene Arteria intestinalis von dem Wurzelstücke der linken Azygos umfasst wird. Die Einmündung der beiden Azygeae geschieht auf ähnliche Weise wie bei Salamandra, indem sie, den Ösophagus und die Lungenstiele umschlingend, mit dem vereinigten Stamme der Vena subclavia und Vena cutanea magna zusammenmünden. GOETTE sagt zwar in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke, er habe die beiden Cardinalvenen von der Stelle an, wo aus ihnen der Nierenabschnitt der Hohlvene entsteht, noch ein Stück kopfwärts hin auch bei einjährigen Thieren blutgefüllt gesehen; von ihrer vollständigen Persistenz und ihrem regelmäßigen Vorhandensein auch bei alten Individuen weiß er jedoch nichts und bringt ihr Verschwinden mit dem Schwunde der Vornieren in Zusammenhang.

### Entwicklung der Venen bei den Amphibien.

Die einzigen ausführlichen Angaben, welche wir über die Entwicklung des Venensystems bei den Amphibien besitzen, hat GOETTE in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke über die diesbezüglichen Verhältnisse bei diesem Thiere gegeben. Nach GOETTE entstehen die hinteren Cardinalvenen als Spalträume des Bildungsgewebes an der medialen Seite jedes Segmentalganges (Urnierengang). Ihre Wurzel bildet die Caudalvene, welche ventral vom Schwanzdarme in die beiden Cardinalvenen zerfällt, diese verlaufen nun an der medialen Seite jedes Segmentalganges kopfwärts bis an die Vorniere und gehen in die Zwischenräume zwischen den Schläuchen dieses Organes über. Aus diesen Zwischenräumen sammelt sich das Blut dann wieder zu einem Stamme, welcher in den Ductus Cuvieri jederseits einmündet. Indem sich die wachsenden Nierenanlagen zwischen die Cardinalvenen und den Urnierengang einschieben, nähern sich die beiden Cardinalvenen einander und verschmelzen schließlich im Bereiche der Urnieren zu einem einfachen Stamme, dem späteren Urnierenabschnitte der Vena cava inferior. Zugleich entsteht ganz selbständig der vordere Abschnitt der Vena cava inferior und tritt mit der rechten Vena cardinalis in Verbindung; damit bilden sich die vor der Hohlvene gelegenen Abschnitte der Cardinalvenen zurück und zwar so, dass mit der Schrumpfung der Vornieren auch der betreffende Abschnitt der Cardinalvenen atrophirt. Die seitlichen Stammvenen, welche ursprünglich in die Cardinalvenen einmünden, geben diese Verbindung allmählich auf und bilden die Venae renales advehentes. Sie verbinden sich schließlich unter

einander zu einem an der Außenseite der Niere gelegenen Gefäß (JACOBSON'sche Vene), in welches später auch die Vena iliaca einmündet. Mit dem Auseinanderweichen des hinteren Endes beider Nieren bilden die getrennten Abschnitte der beiden Cardinalvenen eine rautenförmige Figur, deren vordere Spitze in die Hohlvene, die hintere in die Schwanzvene übergeht und deren laterale Winkel den Zusammenfluss der Stammvenen mit den JACOBSON'schen Venen bezeichnen. Nach der Larvenmetamorphose atrophiren die vorderen Schenkel jener Rautenfigur und zwar zuerst der linke Schenkel, während der rechte als Andeutung einer aus der Hüftvene entspringenden Hohlvene, wie sie bei höheren Wirbelthieren besteht, bisweilen noch in einjährigen Unken vorhanden ist. Die beiden hinteren Rautenschenkel erhalten sich aber, nachdem ihre Vereinigung in dem Reste der Caudalvene sich gelöst, als zwei hinter dem Mastdarme verlaufende Venen. Es sind die einzigen in dem vollendeten Zustande des Venensystems übergehenden Reste der getrennten Stammvenen.

Ich habe die Entwicklung der Venen zunächst bei *Rana* studirt und das, was ich hier gefunden, stimmt so ziemlich mit dem, was GOETTE über *Bombinator* angiebt. Die Entstehung und Lage der Cardinalvenen ist dieselbe wie dort, eben so lösen sich auch hier die Cardinalvenen in ein die Lücken zwischen den Schläuchen der Vorniere ausfüllendes Gefäßnetz auf. Auch die äußerst wichtige Thatsache, dass der Urnierenabschnitt der Hohlvene durch die Verschmelzung der entsprechenden Cardinalvenenabschnitte entstehe, welche Angabe GOETTE's BALFOUR, weil widersprechend den Angaben RATHKE's, für die Amnioten als nicht vollkommen sichergestellt bezeichnet, konnte ich mit der größten Bestimmtheit nachweisen. Die Verschmelzung beginnt unweit der Stelle, wo der vordere Abschnitt der Hohlvene seine Verbindung mit der rechten Cardinalvene eingeht, ist Anfangs auf ein kleines Stück beschränkt, dehnt sich dann aber allmählich mehr und mehr aus.

Die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen gehen bei *Rana* während der Metamorphose der Larve vollständig zu Grunde, eben so wie bei sämtlichen einheimischen Batrachiern, mit Ausnahme von *Bombinator*, bei welcher Form, wie ich schon früher besprochen, die vor der Vereinigungsstelle zum Urnientheil der Hohlvene gelegenen Abschnitte der Cardinalvenen zeitlebens erhalten bleiben. Über die Entwicklung der zuführenden Nierenvenen konnte ich bei *Rana* keine eingehenden Untersuchungen anstellen und behalte mir



vor, auf einen Punkt bei Besprechung der Verhältnisse bei Salamandra zurückzukommen.

Bei Pelobates schwindet die Verbindung zwischen der JACOBSON'schen und der Hohlvene noch vor Beginn der Metamorphose, während die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen zu dieser Zeit noch, wenn gleich sehr schwach, vorhanden sind.

Bei Salamandra<sup>1</sup> ist die Anlage der Cardinalvenen eine einigermaßen von der bei den Batrachiern verschiedene. Während nämlich dort die Cardinalvenen an der medialen Seite der Segmentalgänge liegen, umschneiden sie (vgl. Fig. 14) hier gewissermaßen diese Gänge in ihrer ganzen Länge. Diese Umscheidung ist besonders im vorderen Theile der Segmentalgänge eine vollständige, zum Theil aber auch eine unvollständige, so zwar, dass gewöhnlich ein kleiner Theil der ventralen Wand des Segmentalganges frei bleibt. Auch bei Salamandra lösen sich die Cardinalvenen, indem sie an die Vornieren herantreten, in ein die Lücken zwischen den Schläuchen dieses Organes durchziehendes Gefäßnetz (vgl. Fig. 15) auf, aus welchem dann ein an der Außenseite der Vorniere austretender Stamm hervorgeht, welcher in den Ductus Cuvieri einmündet. So sind die Verhältnisse bei Embryonen, wo die vorderen Extremitäten als kurze Stummel, die hinteren Extremitäten aber noch gar nicht angelegt sind. Während sich nun im Bereiche des vorderen Abschnittes des Segmentalganges die Verhältnisse längere Zeit hindurch gleich bleiben, lassen sich im hinteren Abschnitte, noch vor Beginn der Entwicklung der hinteren Extremitäten, deutliche Veränderungen wahrnehmen. Die Cardinalvenen theilen sich nämlich dort der Länge nach in zwei, durch eine ganz dünne dorsal vom Segmentalgange abgehende Scheidewand in zwei Abtheilungen, welche allmählich aus einander rücken, so dass der Segmentalgang zu beiden Seiten von zwei Venen begleitet wird, welche Anfangs dorsal von der Einmündungsstelle des Segmentalganges in die Kloake aus einem gemeinschaftlichen Stamme hervorgehen und unter einander vielfach durch dorsal vom Segmentalgang gelegene, gewissermaßen Reste der früheren Umscheidung darstellende Kommunikationsöffnungen, mit einander zusammenhängen. Indem sich die hinteren Extremitäten anzulegen beginnen, weichen die beiden zu

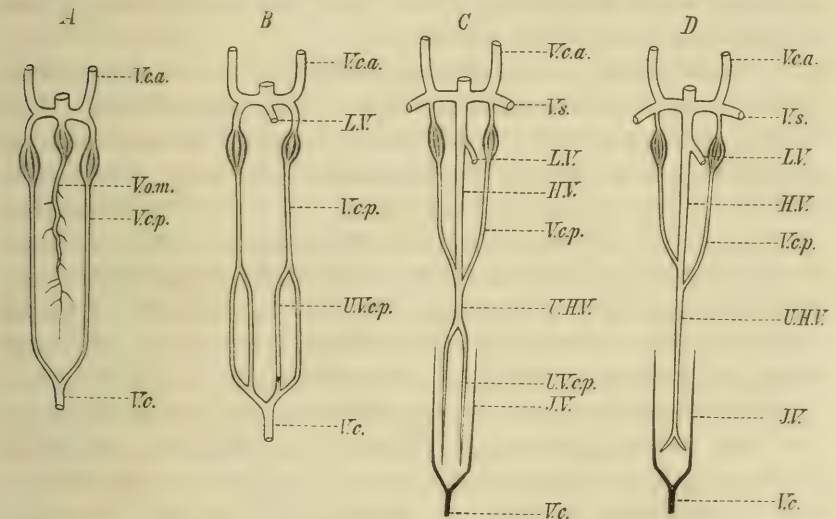
---

<sup>1</sup> Ich untersuchte die Verhältnisse hauptsächlich an den Embryonen von Salamandra atra, welche sich wegen der geringen Menge von Nahrungsdotter für diese Untersuchung noch am besten eigneten.

beiden Seiten am Segmentalgänge gelegenen Venen (vgl. Fig. 13) in dem Maße aus einander, wie sich zwischen sie hinein die Urnierenanlage entwickelt; allmählich wird auch die dorsal vom Segmentalgänge gelegene Verbindung zwischen medial und lateral gelegener Vene immer enger und schwindet schließlich vollständig. Die lateral von dem Segmentalgänge gelegene Vene stellt nun die (JACOBSON'sche) zuführende Nierenvene dar; die medial gelegenen Venen werden endlich durch die wachsende Urnierenanlage immer mehr einander genähert und verschmelzen schließlich zum Urnierenabschnitte der Hohlvene, diese Verschmelzung erfolgt übrigens erst

Fig. 7.

Schema der Entwicklung der Venenstämme bei *Salamandra atra*.



Vca V. cardinalis anterior,	LV Lebervene,	UVCp Urnierenabschnitt der hinteren
Vcp V. cardinalis posterior,	VS V. subclavia,	Cardinalvenen,
Vc V. caudalis,	HV Hohlvene,	UHV Urnierenabschnitt der Hohl-
Vom V. omphalo menterica,	JV JACOBSON'sche Vene,	vene.

ziemlich spät, nachdem der sich ganz selbständig entwickelnde Abschnitt der vorderen Hohlvene sich mit der rechten Cardinalvene in Verbindung gesetzt hat und ist ursprünglich nur ganz beschränkt. Inzwischen werden auch im vorderen Abschnitte die Segmentalgänge von den Cardinalvenen nicht mehr gänzlich umscheidet, sondern ihre ventrale Wand ist frei geworden und es scheint, wie wenn sie sich allmählich von den Cardinalvenen isoliren würden. Bei *Salamandra* gehen die vor der Hohlvenenverbindung gelegenen Abschnitte der

Cardinalvenen eben so wenig zu Grunde, wie bei Bombinator, sondern erhalten sich zeitlebens als zwei zu beiden Seiten der Aorta medial von den MÜLLER'schen Gängen gelegenen Venen, welche jederseits mit der Subclavia zusammenmünden. Im Wesentlichen scheinen daher die Verhältnisse der Hohlvenenbildung bei Salamandra denen bei den Batrachiern analog zu sein und nur das Entstehen der zuführenden Nierenvene wäre bei den letzteren nach GOETTE ein etwas anderes, doch schien es mir, als wenn auch bei jungen Larven von Rana an der Außenseite des Segmentalganges eine längs verlaufende Vene vorhanden gewesen wäre, deren Entstehung ich aber zu verfolgen nicht im Stande war.

Schöner als bei Salamandra lässt sich bei Siredon die Verschmelzung der Urnierenabschnitte der Cardinalvenen zum Urnierenabschnitte der Hohlvene (vgl. Fig. 11, 12) nachweisen, da dieselbe hier schon sehr frühzeitig erfolgt.

Ausnahmsweise kommt es manchmal vor, dass die Entwicklung eines vorderen Hohlvenenabschnittes vollständig ausbleibt, dann bildet sich entweder die rechte oder linke Cardinalvene weiter aus und führt im erwachsenen Thiere das Blut der Nieren, Geschlechtsorgane und des Rumpfes dem Herzen zu; der Theil der Leber, welchen ich als Hohlvenenfortsatz bezeichnet habe, fehlt in solchen Fällen natürlich vollständig. Einen Fall der Art beobachtete ich bei einem Weibchen von Salamandra maculosa (vgl. Fig. 7). Während sich sämmtliche Venenstämme in normaler Weise vorfanden, fehlte der Leberabschnitt der Hohlvene vollständig, dagegen war die rechte Cardinalvene von der Niere kopfwärts mächtig ausgebildet und zeigte vor ihrer Zusammenmündung mit der Vena subclavia eine leichte Erweiterung, die linke Cardinalvene war wie gewöhnlich ganz schwach und mündete am Kopfende der Nieren in die rechte. Es schien demnach in diesem Falle trotz des Mangels eines vorderen Hohlvenenabschnittes eine Verschmelzung der beiden Cardinalvenen im Urnierenabschnitte zu Stande gekommen zu sein.

Zwei ganz ähnliche Fälle fand ich bei zwei Exemplaren von Siredon pisciformis, nur dass es hier beide Male die linke Cardinalvene war, welche sich mächtig entwickelt hatte<sup>1</sup>. Über die Dotter-

---

<sup>1</sup> Eine andere Varietät, welche mit dem Fehlen eines vorderen Hohlvenenabschnittes einherging, fand sich ebenfalls bei einem Exemplar von Siredon. Der Urnierenabschnitt der Hohlvene mündete in den Stamm der Pfortader ein. Die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen waren ihrer ganzen Länge nach erhalten geblieben.



venen sagt GOETTE, dass ihre Anlage paarig sei, sie sammeln das Blut zu beiden Seiten aus dem Dotter und führen es über der Leberanlage dem Herzen zu. An Stelle der Dottervenen treten dann allmählich die Darmvenen und zwei größere Stämme finden sich in unmittelbarer Nähe des Venensackes. Mit dem Auftreten der Leber zerfallen die Dotterdarmvenen in ein die Leber durchziehendes Gefäßnetz und endlich geht die rechte Vena omphalomesenterica zu Grunde, während die linke zur Pfortader wird und dieser schließt sich dann wieder die Abdominalvene an.

In Bezug auf die Entwicklung der Dotterdarmgefäße besteht, wie es scheint, bei den Anuren und den Urodelen ein großer Unterschied.

Bei Salamandra und Triton jedenfalls ist die Dotterdarmvene in ihrer Anlage einfach. RUSCONI zeichnet ihren Verlauf und ihre Weiterentwicklung bei Embryonen von Salamandra maculosa und weist zugleich nach, dass die nach ihm benannte Vene am erwachsenen Thiere eigentlich nichts Anderes als ein Überbleibsel der primitiven Dotterdarmvene sei. Das früheste Stadium in der Entwicklung dieser Vene, nämlich das vor ihrer Auflösung in ein Kapillarsystem der Leber, zeichnet und beschreibt RUSCONI nicht. In diesem Stadium stellt die Dotterdarmvene ein Gefäß dar, welches an der ventralen Seite des Dottersackes entspringt, von ihm eine Reihe von Zweigen aufnimmt und ziemlich genau in der Medianlinie nach vorwärts bis an die Leberanlage verläuft, von da an wendet es sich etwas nach links und dorsalwärts, umgreift dabei die Leberanlage, um schließlich, wieder in der Medianlinie zwischen Darm- und Leberanlage verlaufend, in den Sinus venosus einzumünden (Fig. 16, 17). Diese Vene nun entspricht, wie ich glaube, einerseits ihrer Lage wegen, denn sie liegt ja in der That genau subintestinal und andererseits desshalb der Subintestinalvene der Fische, weil sie auch diejenige Vene zu sein scheint, welche bei Salamandra und den übrigen Urodelen der Zeit ihres Entstehens nach die erste ist. Eine Verbindung mit der Caudalvene existirt jedoch nicht, da die Caudalvene bei den Urodelen viel später entsteht als die Subintestinalvene (Dotterdarmvene). Was das Überbleibsel dieser Dotterdarmvene, die sog. RUSCONI'sche Vene anbelangt, so findet sich dieselbe in ihrer ursprünglichsten Form bei Salamandra maculosa, wo sie tatsächlich ihrer ganzen Länge nach noch ein subintestinales Gefäß ist und nur ausnahmsweise, wie schon früher erwähnt, das Duodenum umschlingt und an dessen dorsalen Seite in den Stamm der Pfort-

ader einmündet, ein Verhältnis, welches bei *Salamandra atra*, Triton und *Pleurodeles* als Norm gilt. Am rudimentärsten und kaum mehr als solche zu erkennen ist diese Vene bei *Pleurodeles* und bei *Siredon* fehlt sie vollständig, eben so wie bei *Proteus*.

Über die Entstehung der Abdominalvene giebt GOETTE an, dass sie eine paarige sei. Diese paarigen Venen münden von unten her zuerst in den Venensack, caudalwärts treten sie mit den Venen der Extremitäten in Verbindung und nehmen namentlich das Harnblasenvenennetz auf. Später verschmelzen die hinteren Abschnitte zu einem gemeinsamen Stamme, während vorn die rechte Vene schwindet. Ich hatte leider keine Gelegenheit, das Auftreten der Abdominalvene bei *Salamandra atra* bestimmt zu beobachten, bei den ältesten Embryonen, welche ich untersuchte, fand ich allerdings in der ventralen Bauchwand zwei längsverlaufende Venenstämmchen, welche ich für die Abdominalvene hielt, konnte aber, da sie nur eine kurze Strecke mit Blut erfüllt waren, ihren Verlauf kopfwärts nicht verfolgen. Jedenfalls erscheint mir auch für die Urodelen eine paarige Anlage der Abdominalvene als höchst wahrscheinlich.

Vergleicht man die Verhältnisse des Venensystems bei den Ordnungen der Amphibien, so scheint es wohl unzweifelhaft, dass die Verhältnisse, wie sie uns bei den meisten Urodelen, insbesondere aber bei *Salamandra* entgegentreten, als die ursprünglicheren zu bezeichnen sind. Hier erhalten sich die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen zeitlebens wie bei *Salamandra*, allerdings als schwache Stämmchen ziemlich unverändert, oder die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen verschmelzen mit einander zu einem unpaaren Stamme, wie dies bei Triton der Fall ist; gewissermaßen ein Übergang zwischen Triton und *Salamandra* in Hinblick auf diese Verhältnisse findet sich bei *Proteus*, wo die beiden vorderen Cardinalvenenabschnitte durch zahlreiche Anastomosen vor der Aorta mit einander verbunden sind. Stellt man sich vor, dass auch bei Triton im Larvenzustande derartige Anastomosen bestehen, welche allmählich stärker werden, während die eine Cardinalvene zu Grunde geht, so ist das Entstehen dieser nun mit Recht als Vena azygos zu bezeichnenden unpaarigen Vene erklärt. Bei den Gymnophionen ist wohl die vordere Nierenvene als eine erhalten gebliebene rechte Cardinalvene zu bezeichnen, wofür schon ihr Zusammenmünden mit der Vena jugularis dextra spricht.

Bei den Anuren erhält sich allein bei *Bombinator* der vordere Abschnitt der Cardinalvenen, bei allen übrigen Formen geht er frühzeitig zu Grunde.

Ein zweiter wichtiger Grund, warum die Verhältnisse bei den Salamandrinen als ursprüngliche aufzufassen sind, liegt in dem Erhaltenbleiben eines Stückes der Subintestinalvene (Dotterdarmvene, Rusconi'sche Vene). Bei den Gymnophionen ist nichts über einen derartigen Befund bekannt geworden, eben so wenig wie bei den Anuren, wo die Dotterdarmvene in ihrer Anlage bereits doppelt erscheint.

Vergleichen wir die Verhältnisse des Venensystems der Amphibien mit dem der Fische, so finden wir, dass der Hauptunterschied in der bei den Amphibien auftretenden Hohlvenenbildung gelegen ist. Dieser Unterschied erscheint jedoch nur im ersten Augenblicke als ein bedeutender, wenn man bloß das entwickelte Venensystem im Auge behält. Nimmt man jedoch Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte, so ergibt sich, daß die ersten auftretenden Venenstämme bei Salamandra in ihrer Beziehung zu einander, zum Segmentalgang und zum Dottersacke sehr an die Verhältnisse bei den Selachierembryonen erinnern.

Was zunächst die Cardinalvenen anlangt, so zeigen dieselben in ihrer paarigen Anlage und in ihrem Verhältnisse zum Segmentalgang weniger bei Salamandra (wo die Cardinalvenen, indem sie den Segmentalgang umschneiden, etwas modificirt erscheinen), als bei Siredon und den Anuren der Cardinalvenenanlage bei Selachiern sehr ähnlich; auch das Auftreten eines Nierenpfortadersystems erfolgt in ähnlicher Weise bei Amphibien und Selachiern, eben so wie wahrscheinlich auch bei den Ganoiden und bei sämtlichen Teleostiern, welche ein Nierenpfortadersystem mit der Vena caudalis als Vena renalis advehens besitzen. Etwas der Verschmelzung des Urnierenabschnittes der Cardinalvenen bei den Amphibien Ähnliches findet man jedoch nur bei den Selachiern, in der durch direkte oder mittelbar erzeugte Verschmelzung bestehenden Kommunikation der beiden Cardinalvenen, welche somit zugleich als Beginn einer Hohlvenenbildung zu bezeichnen wäre. Es fragt sich nun, ob die bei Raja symmetrisch und bei Torpedo nur linkerseits auftretende Verbindung zwischen Lebervenen sinus und dem verschmolzenen Abschnitte der Cardinalvenen als Hohlvenenbildung aufzufassen wäre. Und wie ich glaube, ist diese Frage bejahend zu beantworten, wenn man bedenkt, dass ja auch die Hohlvene bei den Amphibien in ihrem vorderen Abschnitte selbständig entsteht, während ihr hinterer Abschnitt durch die Verschmelzung der beiden Cardinalvenen gebildet wird. Das Wesentliche an der Hohlvenenbildung ist demnach



die Verbindung zwischen Lebervenen und Cardinalvenen und die Verschmelzung der Cardinalvenen in ihrem Urnierenabschnitte; beides ist aber in der That bei den Rochen vorhanden, wenn auch die Verschmelzung der Cardinalvenen nur als eine beschränkte erscheint. Noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt aber diese Auffassung, wenn man die doppelte hintere Hohlvene bei Lepidosiren berücksichtigt. Mit Rücksicht auf diese Auffassung erscheint die Annahme einer ursprünglich symmetrischen Hohlvenenanlage, welche aber bei den Amphibien nicht mehr nachweisbar ist, als wahrscheinlich.

Was die Ähnlichkeit der Dotterdarmvene von *Salamandra* mit der Subintestinalvene der Selachier anlangt, so wurde bereits darauf an anderer Stelle hingewiesen: eine Verschiedenheit liegt nur darin, dass die Caudalvene, welche nach GOETTE bei *Bombinator* auch als subintestinales Gefäß entsteht, bei *Salamandra* nie mit der Dotterdarmvene in Zusammenhang tritt, sondern sich sofort in die beiden Cardinalvenen theilt. Da sich die eigentliche Pfortader aber schon sehr früh als dorsal vom Darm gelegenes Gefäß entwickelt, geht gerade der hinterste Theil dieser Subintestinalvene sehr bald verloren und nur der vorderste erhält sich ganz rudimentär in der RUSCONI'schen Vene.

Was endlich die Seitenvenen der Selachier anbelangt, so spricht Vieles dafür, sie gewissermaßen als Vorläufer der Abdominalvene bei den Amphibien und der Umbilicalvenen höherer Typen zu betrachten. Zunächst der Umstand, dass ihr Ursprungsgebiet die Kloake, deren Umgebung und die hinteren Extremitäten betrifft, denn auch bei den Amphibien ist das Ursprungsgebiet der Abdominalvene ein ähnliches, nur dass die Venen der hinteren Extremitäten auch mit den zuführenden Nierenvenen in Zusammenhang treten und den Hauptursprungsort der Abdominalvene, die Harnblase, darstellt. Da aber die Harnblase der Amphibien als ein Auswuchs der ventralen Wand des Kloakenabschnittes des Darmkanales entsteht, so ist dadurch die Ausdehnung des Ursprungsgebietes auf dieses Organ keine wesentliche Verschiedenheit gegeben. Und auch die Einmündung der Seitenvenen in die hinteren Cardinalvenen unmittelbar vor ihrer Einmündung in den Ductus Cuvieri ist der Annahme nicht hinderlich, wenn man bedenkt, dass auch bei den Anuren die paarig angelegten Abdominalvenen in den ersten Stadien ihrer Entwicklung nicht in die Pfortader, sondern in den Sinus venosus einmünden. Die Bauchwandvenen der Knochenfische. wie sie oft an den ver-

schiedensten Stellen des Darmkanales und der Leber (Cyprinus) mit der Pfortader in Zusammenhang treten, kann man wohl kaum mit der Abdominalvene der Amphibien in Übereinstimmung bringen.

Schließlich wäre noch auf eine fischähnliche Bildung des Venensystems bei Proteus und Siren hinzuweisen, nämlich auf die direkte Verbindung von Lungenvenen mit der Hohlvene im vordersten Theil ihres Urnierenabschnittes; diese Verbindung erinnert wohl unwillkürlich an den direkten Übergang der Venen der Schwimmblase bei den meisten Teleostiern, welche eine solche besitzen, in die diesem Organe benachbarten Abschnitte der Cardinalvenen<sup>1</sup>.

Wien, Januar 1887.

---

## Verzeichnis der Litteratur über das Venensystem der Fische und Amphibien.

---

K. ERNST v. BAER, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.

F. M. BALFOUR, Elasmobranch Fishes.

M. BONNSDORF, Bidrag Till Blodkärslsystemetr jemforande Anatomie Portven  
595 temet hoi sadur lota (Act. Soc. scient. fennicae T. III. p. 571.  
1822.

CUVIER, Histoire nat. des Poissons.

M. DELLE CHIAJE, Ricerche anatomico biologiche sul Proteo serpentino. Napoli 1840.

JOHN DAVY, Philosophical Transactions. 1834.

DUVERNOY, 1) Lecçons d'anatomie comparée. p. 262.

— 2) Note sur le sinus veineux genital des Lamproies et le reservoir analogue, qui fait partie du système veineux abdominal des Selaciens en général et plus particulièrement des Raies (Comptes rendus de l'Acad. des sc. T. XXII. p. 664).

— 3) Annales des Sciences nat. T. III. 1885. p. 274.

M. DUMERIL, Academie des sciences. 1845. Memoires sur l'organisation des Lamproies.

CARLO EMERY, Fierasfer acus (Fauna und Flora des Golfes von Neapel).

GRUBY, Recherches anatomiques sur le systeme veineux de la grenouille.

---

<sup>1</sup> An dieser Stelle möchte ich auch einer Varietät gedenken, welche ich bei Siredon pisciformis vorfand, wo die rechte Lungenvene durch eine nicht unbedeutende Anastomose, welche in die Lebersubstanz eintrat, mit der Pfortader im Zusammenhang stand, ein Verhältnis, welches wieder an jene Formen erinnert, wo wie bei den Ganoiden von der ventralen Seite der Schwimmblasen Venen in die Pfortader oder ihre Äste übergehen.

- A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke.
- M. GUILLOT, Natalis sur un reservoir particulier qui présente l'appareil de la circulation des Raies (Academie des sciences. 1845).
- J. HYRTL, 1) Das uropoëtische System der Knochenfische. Abhandl. der k. Akad. der Wissensch. Wien 1850.
- 2) Lepidosiren paradoxa (Abh. der k. böhm. Ges. d. Wiss. 1845).
- 3) Berichtigungen über den Bau des Gefäßsystems von Hyppochthon Laurentii (Med. Jahrb. des k. k. österr. Staates. 1844).
- 4) Über die sogenannten Herzvenen der Batrachier (Bd. 49 der Sitz-Ber. der k. Akad. der Wissensch.).
- JACOBSON, 1) MECKEL's Archiv. T. III. p. 154.
- 2) Isis 1822.
- S. JOURDAIN, Recherches sur la veine porte renale. Annales des sc. nat. S. IV. t. 12. 1859.
- M. LEREBoullet, 1) Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la Truite (Ann. des sc. nat. S. IV. t. 16).
- 2) Sur le Developpement du Brochet, de la Perche etc. (Ann. des sc. nat. S. IV. t. 1).
- FR. LEYDIG, Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwicklungsgesch. der Haie und Rochen.
- Mc.DONNEL, Dublin. Lepidosiren annectens. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. X.
- C. MAYER, 1) Beiträge zu einer anatom. Monographie der Rana pipa (Nova acta Acad. naturae curios. vol. XII. 2<sup>e</sup> part. 1885).
- 2) Analek. f. vergl. Anatomie. 1<sup>re</sup> part. Bonn 1825.
- MECKEL, Anat. comp. T. IX. p. 266.
- ALEXANDER MONRO, The structure and physiology of Fishes explained and compared with those of man and other animals (Edinb. 1785).
- J. MÜLLER, 1) Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Dritte Fortsetzung. Gefäßsystem.
- 2) Über den glatten Hai des Ariostoteles etc. Berlin 1840.
- J. MÜLLER und ESCHRIGHT, Die art. und venösen Wundernetze an der Leber der Fische. Berlin 1835.
- NICOLAI, Isis. 1826.
- M. R. OWEN, Lectures on the comp. Anat. 1. part. p. 284, 287.
- H. RATHKE, 1) Abhandlungen zur Bildung und Entwicklung der Menschen und Thiere. Leipzig 1832—1833. II. Th. Blennius.
- 2) Über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Königsberg 1836.
- 3) Über die Leber und das Pfortadersystem der Fische. MECKEL's Archiv. 1826.
- 4) Über den inneren Bau der Pricke.
- 5) Bemerkungen über mehrere Körpertheile von Coccilia anulata. MÜLLER's Archiv. 1852.
- RETZIUS, 1) Observationes in anatomiam Chondropterygiorum. Lundae 1819.
- 2) Beiträge zur Anatomie des Ader- und Nervensystems der Myxine glut. MERKEL's Archiv. 1826.
- REINHARD, De nova systematis venosi functione, quae primum apud Aves et amphibia a. Doct. JACOBSON detecta est anatome renis Pleuronectis Soleae insigniter affirmata.



- CH. ROBIN, 1) Note sur un appareil particulier du vaisseaux lymphatiques chez les poissons. — Revue zoologique No. 6. Juin 1845. T. VIII.  
 — 2) Deuxième Note etc. Revue zoolog. No. 6. Juin 1845. T. VIII.  
 — 3) Note sur la dilatation veineux, qui se trouve dans la cavité ventrale des Raies. — Procès verb. de la Société Philomathique 1845 in 8°.  
 — 4) Note sur le système veineux des poissons cartilagineux. — Comptes rendus des seances de l'Academie des Sciences de Paris 1845. T. XX.  
 — 5) Note relative aux systèmes sanguin et lymphatique des Raies et des Squales, ayan poser object de completer une Note, sur le même sujet. — Procès verbaux de la Société Philomathique. Paris 1845.  
 — 6) Note sur quelques particularites du système nerveux des Raies. — Revue Zoologique No. 1. Janvier 1846. T. IX.  
 — 7) Note sur l'organisation des poissons cartilagineux, faisant suite à celles dont il a déjà été question. — Procès verbaux de la Soc. Philomath. Paris 1846.  
 — 8) Memoires sur les vaisseaux chylières et sanguins des Torpilles (T. P.). November 1848.  
 — 9) Note sur quelques particularites du système veineux de la Lamproie (Petr. m.). — Procès verb. de la Soc. Philomath. Paris 1846.  
 M. RUSCONI, 1) Système veineux de la grenouille (Ac. des sc. nat. S. III. T. 4).  
 2) Histoire nat. de la Salamandre terrestre. Pavie 1854.  
 SCHLEMM, TIEDEMANN und TREVIRANUS, Zeitschrift für Physiologie. Bd. II.  
 STANNIUS, Vergl. Anatomie der Wirbelthiere.  
 STARK, De venae azygos natura. — Lips. 1835.  
 SWAMMERDAM, Biblia naturae.  
 STEENSTRA TOUSSAINT, 1) Comment de syst. uropoet. pisc. (Ann. Acad. Lugd. Bal. 1834—1835.  
 — 2) De syst. Squali glauci (Tijdschrift voor Natuurlijke Geschied en Physiol. T. VI. 1839. pag. 200).  
 L. VAILLANT, Anatomie de la Sirène lacertine (Annales des sc. nat. S. IV, 19.  
 VOGT, Embryologie des Salmons.  
 — Anatomie des Salmons (Mémoires de la société des sciences nat. de Neuchâtel 1845. Vol. III.  
 K. J. WENKEBACH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Archiv für mikrosk. Anatomie. 1886).

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel II—IV.

- Fig. 1. *Mustelus laevis*.  
 Fig. 2. Lebervenensinus von *Mustelus laevis* von vorn.  
 Fig. 3. *Torpedo galvani*.  
 Fig. 4. *Salamandra maculosa* (Männchen). Ansicht der Cardinalvenenreste und des Nierenportadersystems.  
 Fig. 4b. Nierenportadersystem, vergrößert, von *Sal. maculosa* (Weibchen).  
 Fig. 5. *Bombinator igneus* (Cardinalvenenreste).

- Fig. 6. *Proteus anguineus* (Detailansicht der Venen am caudalen Ende der Leber).  
 Fig. 7. *Salamandra maculosa* (Mangel eines vorderen Hohlvenenabschnittes, vikariierende Ausbildung der rechten, hinteren Cardinalvene).  
 Fig. 8. *Triton cristatus*.  
 Fig. 9. *Proteus anguineus*.  
 Fig. 10. *Salmo salvelinus* (Anlage des Dottersackkreislaufes).  
 Fig. 11. Durchschnitt durch eine Axolotllarve (die beiden Cardinalvenen noch von einander geschieden).  
 Fig. 12. Durchschnitt durch eine Axolotllarve (die beiden Cardinalvenen sind bereits zum Urnierenabschnitte der Hohlvene verschmolzen).  
 Fig. 13. Durchschnitt durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Höhe der Anlage der hinteren Extremitäten.  
 Fig. 14. Durchschnitt durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Lebergegend.  
 Fig. 15. Durchschnitt durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Höhe der Vornieren.  
 Fig. 16 und 17. Durchschnitte durch einen Embryo von *Salamandra maculosa* in der Höhe der Leberanlage und hinter derselben.

---

Erklärung der Bezeichnungen.

<i>A</i>	Aorta,	<i>Oep</i>	Ösophagealvenenplexus,
<i>CV</i>	Cardinalvene,	<i>SV</i>	Seitenvene,
<i>CVS</i>	Cardinalvenensinus,	<i>U</i>	Segmentalgang,
<i>DC</i>	Ductus Cuvieri,	<i>Sub. I.</i>	Subintestinalvene,
<i>DV</i>	Dottersackvene,	<i>V.a</i>	Vena azygos,
<i>E</i>	Enddarm,	<i>V.ab</i>	Vena abdominalis,
<i>F</i>	Cardinalvenenvereinigung,	<i>V.c</i>	Vena caudalis,
<i>FD</i>	fingerförmige Drüse (LEIDIG),	<i>V.c.a</i>	Vena cardinalis anterior,
<i>GV</i>	Genitalvene,	<i>V.c.p</i>	Vena cardinalis posterior,
<i>H</i>	Verbindung des Lebervenen- sinus mit der Cardinalvenen- vereinigung,	<i>V.c.i</i>	Vena cava inferior,
<i>HI</i>	Hohlvene,	<i>V.J</i>	Vena Jugularis,
<i>JI</i>	JACOBSON'sche Vene,	<i>V.il</i>	Vena iliaca,
<i>L</i>	Kommunikation zwischen Leber- venensinus und Sin. venosus,	<i>V.N</i>	Vorniere,
<i>LV.S</i>	Lebervenen sinus,	<i>V.l</i>	Vena lumbalis,
<i>LV</i>	Lebervene,	<i>V.o.m</i>	Vena omphalo mesaraica,
<i>Lu</i>	Lunge,	<i>V.P</i>	Vena Portae,
<i>LuV</i>	Lungenvenen,	<i>V.r.a</i>	Vena renalis advehens,
<i>M</i>	MÜLLER'scher Gang,	<i>V.r.r</i>	Vena renalis revehens,
<i>O</i>	Ovarien,	<i>V.s</i>	Vena subclavia,
<i>OdV</i>	Oviductvenen,	<i>W.a</i>	Wurzel der Abdominalvene,
		<i>X</i>	Geflecht des Pfortaderastes für den linken Leberlappen.

---

Fig. IV

Musculi

V. 10

L. 18

N

O

H

Q. 10

F

H. 1

V. 1

VI

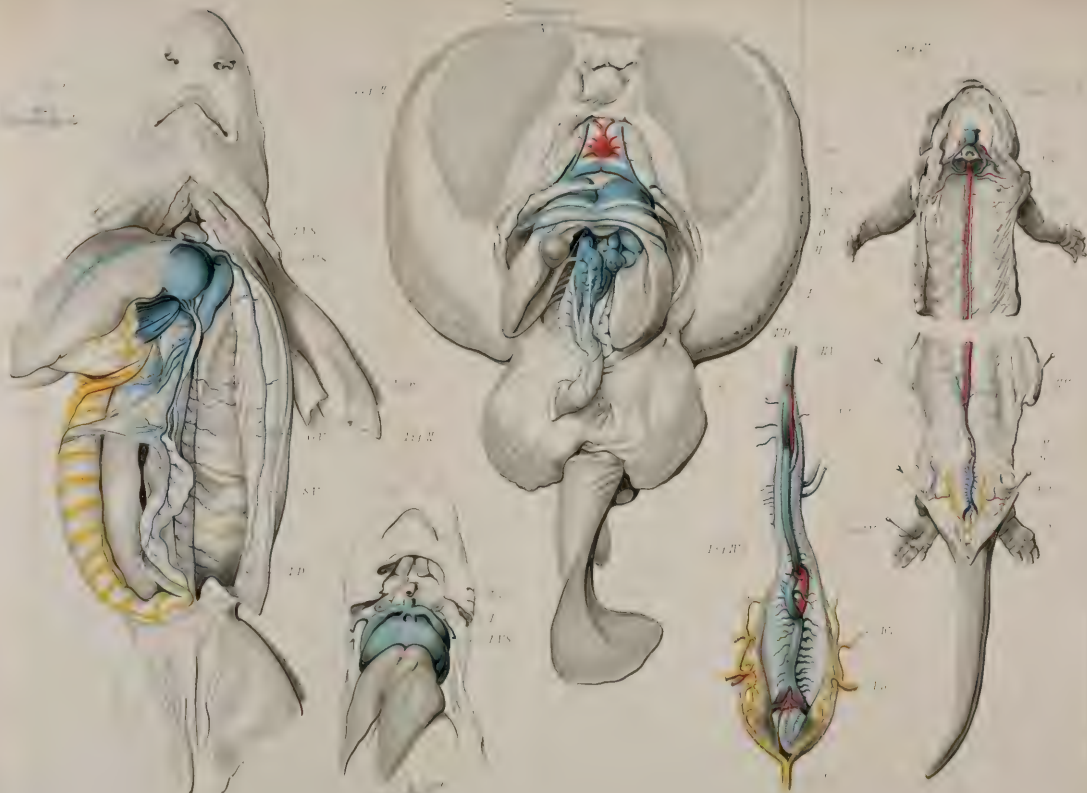
Q. 11

M. 1

P. 1









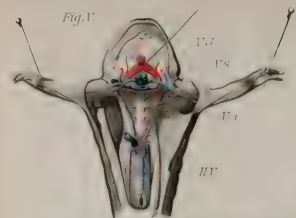


Fig. VII

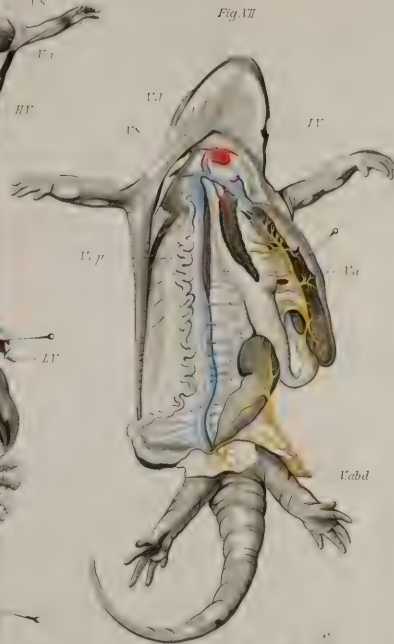
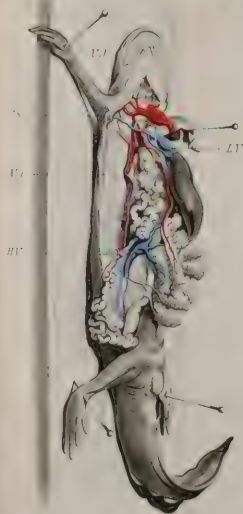
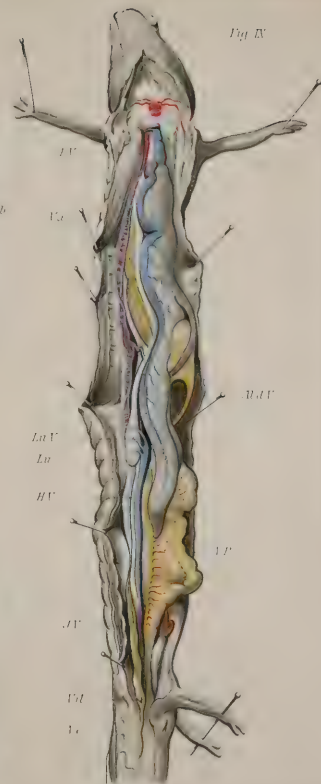
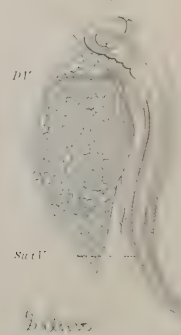
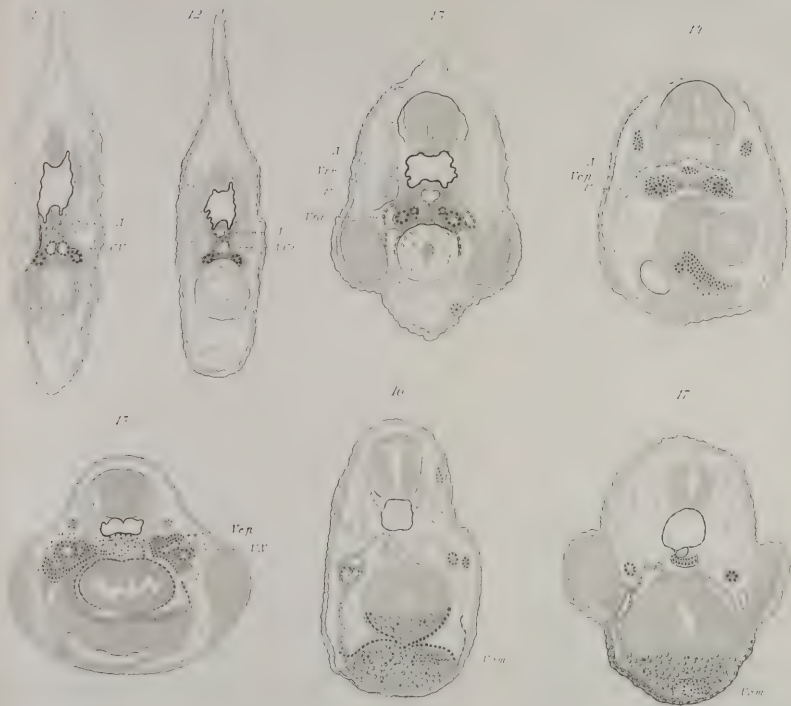


Fig. X









# Zur Kenntniss der Fortpflanzung von *Euglypha alveolata* Duj.

Von

Dr. F. Blochmann.

---

Mit Tafel V und 1 Figur im Text.

---

In den Gläsern mit Schlamm aus den beiden Bassins des Schwetzingen Schlossgartens, in welchen ich seiner Zeit den *Hacmatococcus Bütschlii* fand, vermehrten sich die Anfangs nicht gerade zahlreichen *Euglyphen* bedeutend. Dadurch wurde ich veranlasst, nach Theilungsstadien zu suchen, die sich auch in Menge fanden. Herr stud. SCHEWIAKOFF unternahm es, die feineren Vorgänge bei der Theilung, speciell die Kerntheilung, einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Seine diesbezügliche Arbeit wird in Kurzem erscheinen. Ich selbst machte bei dieser Gelegenheit eine Beobachtung, welche weiter verfolgt zu nicht uninteressanten Ergebnissen führte, die ich im Folgenden vorlege. Sie können in gewisser Beziehung als Ergänzung zu den schönen Untersuchungen GRUBER's<sup>1</sup> dienen, durch welche zum ersten Male der Theilungsvorgang der beschalteten Süßwasserrhizopoden eingehend klargelegt wurde.

Der Theilungsvorgang läuft, wie bekannt, in der Weise ab, dass bei einem Thier, welches schon die nöthigen Schalenplättchen im Innern gebildet hat, das Protoplasma in Gestalt einer kleinen, von Schalenplättchen bedeckten Knospe aus der Mündung hervortritt. Dieses Hervorströmen des Plasmas geht so lange fort, bis die außerhalb der ursprünglichen Schale befindliche Masse, die jetzt von den

---

<sup>1</sup> A. GRUBER, Der Theilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. pag. 431—439. 1881.



neuen Schalenplättchen bedeckt wird, dasselbe Volumen und dieselbe Gestalt erlangt hat, wie das ursprüngliche Thier. Während dieser Vorgänge theilt sich auch der Kern, und die eine Hälfte desselben rückt in das neu entstandene Individuum hinein, so dass auf diese Weise zwei einander vollständig gleiche Thiere entstehen, die sich bald von einander trennen, um als Einzelthiere weiter zu leben.

Nicht stets jedoch tritt die Trennung der beiden so entstandenen Thiere ein, sondern gar nicht selten kann man einen sehr merkwürdigen Vorgang beobachten, der dazu führt, dass zwar zwei Schalen und zwei Kerne, aber nur ein einziges Thier aus einer solchen Theilung hervorgehen.

Nachdem nämlich die Theilung ganz normal verlaufen ist und der Kern des neu entstandenen Individuums schon seinen gewöhnlichen Platz im Grunde der neuen Schale eingenommen hat, zieht sich das Protoplasma aus der neugebildeten Schale wieder zurück (Fig. 1), wobei es im Schalengrund noch haften bleibt, so dass von hier aus in der Achse der Schale ein verhältnismäßig dünner Strang gegen die Mündung zieht, der etwa in der Mitte der Länge in eine größere Plasmamasse übergeht. Der größte Theil dieses Stranges erscheint ganz hyalin, nur äußerst feine Körnchen enthaltend, was durch den hier eingelagerten, ungefähr cylindrisch gewordenen Kern ( $n_2$ ) bedingt wird.

In der Hauptmasse des Plasmas, besonders zwischen den beiden auf einander gepressten Schalenmündungen sind lebhaftere Strömungserscheinungen bemerkbar, ganz ähnlich wie sie von GRUBER auch bei der Theilung beobachtet wurden. Bei fortgesetzter Beobachtung bemerkt man nun, dass der Strang in der neuen Schale zu einem dünnen Fädchen ausgezogen wird, wobei der Kern wieder seine regelmäßig kugelige Beschaffenheit annimmt (Fig. 2).

Nun sieht man den Faden sich abwechselnd verdicken und wieder verdünnen, indem von der größeren Plasmamasse etwas Plasma zuströmt oder wieder wegfließt. Mit einem Male wird jedoch der Faden dünner und dünner und reißt plötzlich durch. In demselben Augenblick tritt in dem Kern ( $n_2$ ), der bisher vollständig wasserhell war, wie die Kerne der *Euglypha* überhaupt, plötzlich und scharf eine deutliche Netzstruktur hervor (Fig. 3), wie wir sie in dem normalen Kern durch Zusatz von Essigsäure oder irgend eines anderen, Gerinnung erzeugenden Reagens hervorrufen können. Daraus sowohl, als auch aus dem gleich noch zu schildernden weiteren Verhalten dieses Kernes ergibt sich mit großer Sicherheit,

dass derselbe in dem Augenblicke, wo der Plasmafaden reißt, auch abstirbt. Diese Thatsache hat ein besonderes Interesse wegen der engen Beziehung des Kernes zum Plasma, die dadurch bewiesen wird. Der Kern ist also nicht im Stande, auch nur einen Augenblick von dem Plasma isolirt seinen normalen lebensfähigen Zustand zu bewahren.

Der so abgestoßene Kern bleibt von einer dünnen Plasmaschicht umschlossen, wie die Figuren zeigen; es scheint dies nur die eigenthümliche Plasmazone zu sein, die man auch an normalen Individuen in der Umgebung des Kernes nachweisen kann und die sich auch gegen Farbstoffe anders verhält wie das übrige Plasma.

Nachdem der Zellkern des neugebildeten Individuums auf diese Weise ausgestoßen wurde, können zwei Fälle eintreten. Im ersten zieht sich das Plasma vollends aus der Schale II zurück und das normale Thier trennt sich von derselben. In einem Wasser, was zahlreiche<sup>1</sup> *Euglyphen* in Theilung enthält, finden sich darum auch immer leere Schalen, die im Grunde den ausgestoßenen Zellkern als gelbliches, stark lichtbrechendes Körperchen erkennen lassen.

Der zweite Fall, der wohl eben so häufig eintritt, ist in den Fig. 5—9 dargestellt. Nachdem sich nämlich das Plasma fast ganz in die alte Schale zurückgezogen hat, fängt es plötzlich wieder an, nach II überzuströmen, wobei ein (Fig. 5) oder mehrere lange, dickere oder auch ganz feine Pseudopodien gebildet werden, die wie tastend durch den Hohlraum der Schale II sich bewegen. Sobald sie auf den ausgestoßenen Zellkern treffen, wird derselbe umflossen, wie irgend ein zur Nahrung dienender Fremdkörper. Er wird von dem Schalengrunde, wo er festsaß, losgelöst und von dem jetzt wieder nach I zurückfließenden Plasma mitgeführt (Fig. 6—8). Man sieht, wie er schließlich in die Schale I hereingezogen wird. Hier kann er nun liegen bleiben, bis die Schalen sich getrennt haben, um dann schließlich wieder ausgestoßen zu werden, oder diese Ausstoßung erfolgt schon vor der Trennung der Schalen (Fig. 9). Während des Aufenthaltes in dem Plasma des intakten Thieres verändert der Kern  $n_2$  seine Beschaffenheit. Anfangs lässt er noch deutlich die Netzstruktur erkennen, wie sie beim Durchreißen des ihn mit dem Thierkörper verbindenden Plasmafadens auftrat. Allmählich

---

<sup>1</sup> In unseren Wässern waren die Thiere so zahlreich, dass jeder vom Boden der Gefäße genommene Wassertropfen, auf den Objektträger gebracht, 20 bis 30 Exemplare aufwies.

verschwindet diese Struktur und der Kern erhält ein mehr homogenes stark glänzendes Aussehen, wobei seine Umrisse unregelmäßig werden (Fig. 8 und 9). Er sieht also ganz so aus wie zu Grunde gegangene Kerne sonst auch aussehen. Also z. B. wie die während der Conjugation der Infusorien degenerirenden Kerne oder wie die Kerne von Protozoen, die von anderen Protozoen aufgefressen wurden und theilweise verdaut sind. Wie schon bemerkt, wird der Kern schließlich wieder ausgestoßen. Dann scheint jedoch die Plasmahülle, die er ursprünglich besaß, verloren zu sein. Sie ist also wohl verdaut worden, während die Kernsubstanz selbst nicht assimilirbar zu sein scheint.

Es resultirt bei diesem Process also aus einer, so weit sich beurtheilen lässt, normal begonnenen und normal verlaufenen Theilung doch nur ein Individuum, indem das Plasma aus der neugebildeten Schale sich wieder in die alte zurückzieht, wobei der eine Kern ausgestoßen wird.

Wenn man ein Paar von Thieren trifft, wie das in Fig. 1 dargestellte, und beobachtet an demselben die geschilderten Vorgänge, so liegt natürlich der Gedanke sehr nahe, dass die beiden Thiere durch Copulation sich vereinigt hätten. Nun kommt ja auch wirkliche Copulation und Conjugation<sup>1</sup> vor, wie ich weiter unten noch zeigen werde. Es ist jedoch leicht ein Conjugationspaar von einem aus Theilung hervorgegangenen zu unterscheiden. Bei den durch Conjugation vereinigten Thieren finden sich ganz gewöhnlich eine Masse von Schalenplättchen im Plasma, während dies bei den Theilsprösslingen nicht der Fall ist, da ja die überschüssigen Schalenplättchen des Mutterthieres zur Bildung der neuen Schale aufgebraucht werden. Außerdem ist in gefärbten Präparaten die junge Schale (II in den Figuren) meist mit Leichtigkeit daran zu erkennen, dass sich die einzelnen Plättchen an verschiedenen Stellen von einander losgelöst haben. Bei conjugirten Thieren habe ich ferner stets die vor dem Kern gelegene dunkle durch Anhäufung von Körnchen gebildete Zone gefunden, die bei frisch getheilten Thieren fehlt. Bei ihnen sind die Körnchen

---

<sup>1</sup> Wie weiter unten gezeigt wird, findet sich sowohl Copulation (wobei also die Plasmakörper zweier Thiere vollständig verschmelzen, um ein neues Individuum zu bilden) als auch Conjugation, wobei sich die Thiere nach längere Zeit während der Vereinigung wieder von einander lösen, wobei bis jetzt noch keine nachweisbaren Veränderungen beobachtet wurden. Der Einfachheit wegen spreche ich hier stets von Conjugationspaaren, da sie jedenfalls die größere Mehrzahl der zur Beobachtung kommenden Vereinigungszustände ausmachen.



durch das ganze Plasma gleichmäßig vertheilt, darum und wegen der bei der Theilung nothwendigen Wasseraufnahme sieht das Plasma getheilter Individuen viel heller aus, so dass man bei einiger Übung schon mit der Lupe ein Theilungspaar von einem Conjugationspaar unterscheiden kann.

Die Berücksichtigung aller dieser Unterschiede würde jedoch eine Täuschung noch nicht vollständig ausschließen. Um dies zu erreichen, isolirte ich Thiere, bei denen eben das Plasma als kleine von Schalenplättchen überdeckte Knospe aus der Öffnung hervorzutreten begann, die also sicher im Beginn der Theilung waren. Bei weiter fortgeschrittener Theilung lässt sich ferner noch die Kerntheilung mit Leichtigkeit am lebenden Thiere beobachten. Bei dieser Art der Untersuchung ist also jede Täuschung ausgeschlossen. Auf diese Weise isolirte und beobachtete ich eine größere Anzahl von *Euglyphen*. Dabei ergab sich, dass nach Ablauf der Theilung entweder die beiden Individuen sich loslösten und für sich weiter lebten, wie dies bereits GRUBER l. c. beobachtet hat, oder aber, dass der oben geschilderte Vorgang eintrat, dass also nur ein Individuum resultirte, welches zwar fast das ganze Plasma des Mutterthieres, aber nur die Hälfte seiner Kernsubstanz enthält.

Ich habe die verschiedensten Stadien beider Vorgänge der Theilung und der Kernaussstoßung an mit Chromosmium-Essigsäure abgetödteten, in verschiedener Weise gefärbten Präparaten untersucht, ohne dabei jedoch irgend etwas Wesentliches mehr zu bemerken, als an frischen, oder mit 1%iger Essigsäure behandelten Objecten.

Wenn wir uns nun fragen, was dieser sonderbare Vorgang für eine Bedeutung für das Thier hat, so ist es vor der Hand sehr schwer, darauf eine auch nur einigermaßen befriedigende Antwort zu geben. Ich habe nämlich bei den auf diese Weise entstandenen Individuen nichts Besonderes bemerkt; sie lebten in den Präparaten eine Zeit lang wie andere auch, dann gingen sie zu Grunde oder encystirten sich.

Am ersten könnte man noch an eine Vergleichung dieses Vorganges der Kernaussstoßung mit der Entfernung der Theilprodukte der Nebenkern bei der Conjugation der Infusorien denken. Daran anknüpfend hat Herr Professor BÜTSCHLI die Vermuthung ausgesprochen, dass möglicherweise solche Thiere, die auf diese Weise die Hälfte ihrer ursprünglichen Kernsubstanz eingebüßt hätten, später zur Copulation schritten. Positive Beobachtungen hierfür liegen bis jetzt jedoch nicht vor. Man könnte aber in den neuesten Beobach-

tungen von MAUPAS<sup>1</sup> über die Conjugation der Infusorien eine Stütze für eine solche Annahme finden. Es würden damit von den Theilprodukten jedes Nebenkernes, wie dies auch schon früher bekannt war, eine Anzahl zu Grunde gehen, während von den beiden in jedem der conjugirten Thiere zurückbleibenden Nucleolusderivaten je eines in das andere Thier übertreten und mit dem dort zurückgebliebenen verschmelzen würde. Dadurch wird, wie dies auch MAUPAS hervorhebt, die Conjugation der Infusorien in noch nähere Beziehung zu dem Befruchtungsvorgang bei den Metazoen gebracht, als dies bisher möglich war.

Nach diesem Gedankengang könnte man zwischen dem geschilderten Vorgange bei *Euglypha* und der Bildung der Richtungskörper bei den Eiern der Metazoen eine gewisse Beziehung finden. In beiden Fällen ist das schließliche Resultat die Entfernung eines Theiles der Kernsubstanz. In beiden Fällen geschieht dies durch eine mit einer Zelltheilung verbundene indirekte Theilung des Kernes.

Ob diese Vermuthungen jedoch einen reellen Hintergrund haben, müssen erst weiter ausgedehnte Untersuchungen lehren.

Ähnliche Vorgänge wie die hier für *Euglypha* beschriebenen sind meines Wissens bis jetzt noch bei keinem anderen Rhizopoden angegeben worden. Ich glaube jedoch annehmen zu dürfen, dass genauere Untersuchung eine weitere Verbreitung dieser Vorgänge ergeben wird. So glaube ich mit Sicherheit, dass das von JICKELI<sup>2</sup> beschriebene angebliche Copulationsstadium von *Diffugia globulosa* Duj. eine solche unter Ausstoßung des einen Kernes zurückgegangene Theilung war. JICKELI hat die beiden fraglichen Thiere nicht zusammentreten sehen, sondern sie mit dem Schalenmund enger vereinigt aufgefunden. Er giebt dann ausdrücklich an, dass die eine von beiden Schalen heller war — dies ist die neuentstandene — und dass mit 48 Stunden das ganze, ursprünglich beide Schalen erfüllende Plasma in die dunklere — also die ursprüngliche — hinübergewandert war, in welcher die genauere Untersuchung zwei normale und einen in Zerfall begriffenen Kern nachweisen konnte.

Es stimmt dies Alles mit den von mir bei *Euglypha* beobachteten Vorgängen. Wir würden uns also danach vorzustellen haben, dass

<sup>1</sup> M. E. MAUPAS, Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. Comptes rendus 1886. 28. Juni. — Sur la conjugaison des Paramécies. Ebenda. 6. Sept.

<sup>2</sup> C. F. JICKELI, Über die Copulation von *Diffugia globulosa* Duj. Zool. Anz. VII. Jahrg. p. 449—451. 1884.

JICKELI eine vollständig zu Ende gekommene Theilung der *Diffugia* aufgefunden hat, dass dieselbe dann zurückging, indem das Plasma aus der neugebildeten Schale unter Zurücklassung des Kernes sich zurückzog und dass es dann nachträglich den abgestorbenen Kern wieder aufgenommen hat. Nachdem dies geschehen war, wurde das Thier getödtet, später wäre jedenfalls der in Zerfall begriffene Kern wieder ausgestoßen worden.

In einem anderen Fall, bei der Bildung der Dauercysten von *Actinosphaerium Eichhorni* Ehrbg.<sup>1</sup> ist direkt beobachtet worden, dass zwei eben durch Theilung entstandene Individuen wieder vollständig mit einander verschmelzen. Von einer Kernausstossung wird allerdings nichts angegeben; doch wäre zur sicheren Feststellung jedenfalls noch eine speciell darauf gerichtete Untersuchung nöthig. Im Allgemeinen hat jedenfalls dieser Vorgang eine recht große Ähnlichkeit mit den Vorkommnissen bei *Euglypha*.

Auch wirkliche Copulation habe ich bei *Euglypha* beobachtet, jedoch leider nur in einem Falle und nicht so eingehend, wie ich es wünschen möchte.

Man trifft da, wo viele *Euglyphen* zusammenleben, häufig zwei, öfter auch mehrere Thiere, die sich mit den Schalenmündungen an einander gelegt haben und deren Plasma verschmolzen ist. Wie oben schon ausgeführt, lassen sich solche Conjugationspaare mit Sicherheit von den durch Theilung entstandenen Paaren unterscheiden. Um aber absolut sicher zu gehen, brachte ich bei diesen Untersuchungen stets eine kleine Zahl 6—10 einzelne Thiere in den hängenden Tropfen und beobachtete sie hier. Die etwa auftretenden Conjugationspaare wurden herausgenommen und zur weiteren Beobachtung in einem anderen Tropfen isolirt. Es zeigte sich dabei, dass in den meisten Fällen die Conjugation wieder gelöst wird, ohne dass irgend eine bemerkbare Veränderung an den Thieren vorgegangen ist. Ob nicht etwa am Kern irgend welche Veränderungen bemerkbar würden, untersuchte ich an zahlreichen gefärbten Präparaten von paarweise oder zu mehreren verbundenen Thieren jedoch stets ohne Erfolg.

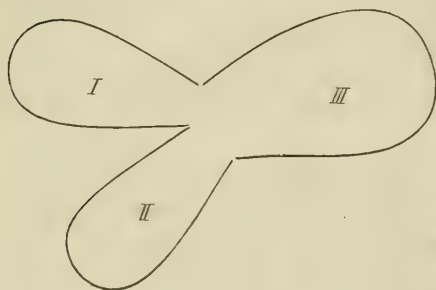
Die losgelösten Thiere verhielten sich auch verschieden, theils theilten sie sich normal, theils encystirten sie sich wie gewöhnliche Individuen.

Einmal jedoch beobachtete ich Folgendes: In einem Präparat mit

<sup>1</sup> Über die Litteratur vgl. BÜTSCHLI, Protozoen.



einer Anzahl einzelner Thiere fanden sich am 26. Mai v. J. Abends 5 Uhr 45 Min. zwei verbundene Paare. Beide Paare wurden im hängenden Tropfen isolirt. Am 27. Mai wurde keine Veränderung bemerkt; eben so am 28. Morgens 7 Uhr. Um 7 Uhr Abends traf ich das im untenstehenden Holzschnitt angedeutete Verhalten. Während das eine Paar noch unverändert war, hatte sich das Plasma der beiden anderen Individuen (I und II) vereinigt und hatte aus den vorher im Inneren beider Thiere gelegenen Schalenplättchen eine neue größere und etwas unregelmäßig gestaltete Schale (III) gebildet, an deren Mündung die beiden ursprünglichen Schalen vollständig leer angelagert waren. Die Länge dieser neugebildeten Schale betrug  $100\ \mu$ , ihre größte Breite  $67\ \mu$ , während die Mittelwerthe von



Vergr.  $300\times$ .

20 beliebig herausgegriffenen Schalen aus verschiedenen Kulturgefäßen betrugen: für die Länge  $82\ \mu$ , für die größte Breite  $47\ \mu$ . Es ergibt sich daraus, dass die neu gebildete Schale des durch Copulation entstandenen Individuums nach jeder Dimension etwa um  $20\ \mu$  die Normalmaße überschreitet.

In dem großen Thier III war ein Kern in der gewöhnlichen Lage sichtbar. Über das Verhalten der beiden Kerne der copulirenden Thiere I und II habe ich der Lage der Sache nach keine Beobachtungen gemacht. Die natürlichste Annahme scheint mir, dass beide Kerne verschmolzen sind. Das große Individuum kroch nun mehrere Tage lebhaft in dem Tropfen umher, um sich schließlich am 2. Juni zu encystiren. Die beiden anderen conjugirten Thiere in demselben Präparat lösten sich wieder von einander los und eines derselben theilte sich in normaler Weise.

In diesem Falle kann also kein Zweifel darüber herrschen, dass wirkliche Copulation bei *Euglypha* vorkommt, nur scheint sie verhältnismäßig selten einzutreten, darum dürfte auch die genauere Erforschung derselben vom günstigen Zufall abhängig sein, was bei der Wichtigkeit der Sache sehr zu bedauern ist.

Als durch neuere Untersuchungen, besonders durch die Arbeiten GRUBER'S, der Theilungsvorgang der Monothalamen des Süßwassers

in allen wesentlichen Verhältnissen klargelegt war, erschien es nur zu natürlich, dass man, wie dies zwar auch schon früher von HERTWIG und LESSER<sup>1</sup> geschehen war, sehr zu der Annahme neigte, dass allen Angaben über Copulation und Conjugation der beschalteten Süßwasser-rhizopoden solche missverständene Theilungsstadien zu Grunde lagen. In vielen Fällen wird dies wohl auch zutreffen, in einigen vielleicht auch nicht. Es wird natürlich nach den Abbildungen und Beschreibungen im speciellen Fall schwer oder sogar unmöglich sein, sich für das Eine oder das Andere zu entscheiden. Es hat auch wenig Zweck, die vorliegenden Fälle darauf hin zu prüfen, da gewöhnlich, doch nicht mit Sicherheit, irgend eine an die Conjugation sich anknüpfende besondere Weise der Vermehrung beobachtet wurde. In einem Falle ließ sich jedoch eine solche besondere Art der Vermehrung nach einer unzweifelhaften Conjugation ziemlich wahrscheinlich machen. Nämlich bei *Arcella vulgaris* Ehrbg. nach den Beobachtungen von BÜTSCHLI<sup>2</sup>.

Hier wurde nämlich beobachtet, dass bei zweien von drei conjugirten Arcellen nach Lösung der Conjugation amöbenartige Sprösslinge in größerer Zahl erzeugt wurden<sup>3</sup>.

Bei meinem Objekt habe ich bis jetzt nichts Derartiges bemerkt, obwohl ich zahlreiche paarweise und auch zu mehreren verbundene Thiere lebend und in gefärbten Präparaten untersuchte.

Wichtig dagegen ist der für *Euglypha* geführte Nachweis echter Copulation, wobei aus zwei normalen Individuen ein im Bau mit diesen übereinstimmendes, nur an Größe sie übertreffendes Thier erzeugt wird. Ich freue mich, damit den ersten Schritt gethan zu haben zur Bestätigung der von BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerk ausgesprochenen Vermuthung, dass, wie bei den übrigen Protozoen, so auch bei den Rhizopoden, den Conjugations- und Copulationsvorgängen eine bedeutsame Rolle bei der Fortpflanzung zukommen möchte.

Von beschalteten Rhizopoden ist meines Wissens bis jetzt noch

<sup>1</sup> R. HERTWIG und E. LESSER, Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. Suppl. pag. 35—243. 1879.

<sup>2</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. pag. 459—467. 1874.

<sup>3</sup> Von dem Vorkommen von Conjugation bei *Arcella* habe ich mich selbst überzeugt. In einem Gefäß, das ungeheure Massen von *Arcellen* enthielt, traf ich gar nicht selten zwei Thiere mit vollständig gleichen, tief braunen Schalen verbunden, während die in Menge vorhandenen, durch Theilung entstandenen Paare ja, wie bekannt, leicht an der fast farblosen Schale des einen Sprösslings zu erkennen sind.

nirgends eine wirkliche Copulation nachgewiesen worden, dagegen ist ja solches von den nahe verwandten Heliozoen zur Genüge bekannt.

Schließlich mag noch darauf hingewiesen werden, dass der Copulationsvorgang der *Euglypha alveolata* auch eine gewisse Ähnlichkeit mit der Auxosporenbildung der Diatomaceen nicht verkennt lässt.

Wenn auch, wie zu erwarten, spätere Untersuchungen die weitere Verbreitung der Conjugation und Copulation bei Rhizopoden nachweisen werden, so kann man doch wohl jetzt schon mit ziemlicher Sicherheit sagen, dass sie niemals in der Regelmäßigkeit auftreten wird, wie bei vielen Flagellaten und Infusorien, sondern dass es immer mehr zufällige Ereignisse sind, deren Bedeutung man deswegen jedoch nicht unterschätzen darf, da sie jedenfalls die ersten Anfänge zu Processen sind, welchen im Leben der Thiere überhaupt eine außerordentlich große, wenn auch bis jetzt noch keineswegs klare Bedeutung zukommt.

Heidelberg, im Februar 1887.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel V.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. 4 nach dem lebenden Objekt.

Fig. 4 nach einem mit 10%iger Essigsäure behandelten Präparat. Vergrößerung  $400\times$ .

### Bedeutung der Bezeichnungen.

I. Erstes Individuum (Mutterthier).

II. Zweites durch Theilung aus I hervorgegangenes Individuum.

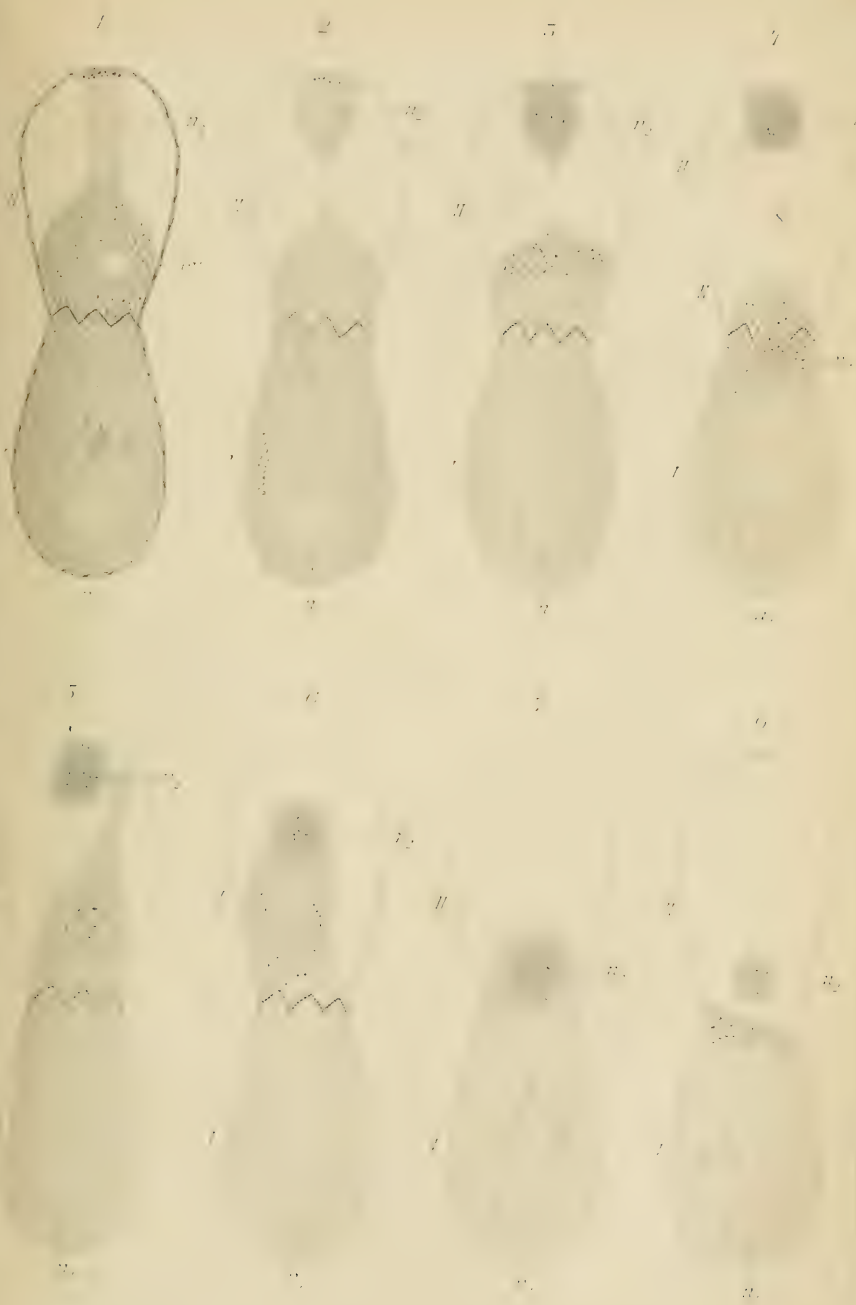
$n_1$  Kern des ersten } Thieres.  
 $n_2$  Kern des zweiten }

*CV* Kontraktile Vakuole.

Fig. 1. Aus der Schale des durch Theilung von I entstandenen Thieres II beginnt das Plasma sich zurückzuziehen. Im Grunde der Schale sitzt es noch fest und umschließt hier den etwas in die Länge gezogenen Kern  $n_2$ .

Fig. 2. Der Process ist weiter fortgeschritten, das Plasma hat sich zu einem







dünnen Faden ausgezogen. Der Kern  $n_2$  hat seine normale Gestalt wieder angenommen.

- Fig. 3. Der Faden ist durchgerissen und der Kern  $n_2$  zeigt jetzt deutliche Netzstruktur; er ist abgestorben.
- Fig. 4. Der ausgestoßene Kern  $n_2$  eines anderen Thieres nach Behandlung mit 1%iger Essigsäure.
- Fig. 5. Das Plasma fließt wieder in die Schale II vor und sendet gegen den Kern  $n_2$  ein Pseudopodium aus.
- Fig. 6. Das Pseudopodium hat den Kern  $n_2$  umflossen und zieht ihn nach der Schale I zurück.
- Fig. 7. Dieser Process weiter fortgeschritten.
- Fig. 8. Der Kern  $n_2$  hat seine Struktur verloren und erscheint als stark lichtbrechendes unregelmäßiges Klümpchen.
- Fig. 9. Der Kern  $n_2$  ist wieder ausgestoßen.
-



# Zur Eintheilung der Gesichtsmuskulatur, speciell des *Musc. orbicularis oculi*.

Von

**Georg Ruge**

in Heidelberg.

---

Die erste Nummer des zweiten Jahrganges des anatomischen Anzeigers enthält einen kleinen Aufsatz von FR. MERKEL unter dem Titel: Der *Musculus superciliaris*. Es sind Gesichtspunkte dort angegeben, welche eine durchaus klare Sonderung der einzelnen Partien des *M. orbicularis oculi* nicht nur ermöglichen, sondern sogar nothwendig machen sollen. Nach den angegebenen Gesichtspunkten ward eine Eintheilung des *Orbicularis oculi* vorgenommen.

MERKEL knüpfte augenscheinlich an meine Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten an, da er von diesen sagt: »Auch die soeben erschienene Arbeit von RUGE ist, wie der Verfasser selbst gesteht, in Bezug auf die Eintheilung des *M. orbicularis oculi* nicht weiter gekommen.«

Die Schwierigkeiten, welche bei der Eintheilung der um die Lidspalte und in der Nähe der Orbita lagernden Gesichtsmuskeln auftauchen, sind, wie ich glauben darf, durch die MERKEL'sche Mittheilung nicht beseitigt. Diese Schwierigkeiten sind dieselben, welchen wir auch bei der Eintheilung der gesammten vom *Facialis* innervirten Muskulatur oder irgend welcher Theile derselben begegnen. Es handelt sich da um eine sorgfältige Berücksichtigung vieler bei der Eintheilung der Muskulatur überhaupt Geltung gewinnender Eintheilungsprincipien. Dass wenigstens einige der letzteren, auf welche MERKEL keinen Werth legte, nicht außer Acht gelassen werden dürfen, fühle ich mich veranlasst, in den folgenden Blättern darzulegen. Dabei darf ich mich wohl auf die in den Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Prosimier und der Primaten zusammengestellten Thatfachen beziehen.

Außerdem wird man auch Stellung zu nehmen haben, in wie weit man die Gesichtspunkte, welche MERKEL bei der Eintheilung

des *Orbicularis oculi* leiteten, gelten lasse. MERKEL spricht sich über dieselben kurz dahin aus, dass man Ursprungs- und Insertionsstellen streng im Auge behalten und sich zugleich an die physiologische Funktion der Theile des Muskels erinnern müsse, um über alle Schwierigkeiten, welche die zahlreichen Übergänge und Verbindungen zwischen den einzelnen Portionen verursachen, hinfortzukommen. In Bezug auf die genaueste Berücksichtigung der Ursprungs- und Insertionsstellen bei der Eintheilung der Muskeln muss man mit MERKEL wohl übereinstimmen, aber gerade desshalb wird es befremdend, an einer anderen Stelle lesen zu müssen: »Ich möchte nur meinerseits darauf Werth legen, dass zur Verhütung von Unklarheiten stets die genannten Insertionsstellen für die Eintheilung verwerthet werden möchten, indem man durch sie auch dann untrügliche Anhaltspunkte gewinnt, wenn die Ursprungsstellen einmal aus dem Gebiete einer Portion in das der anderen übergreifen sollten.« MERKEL wird, wie ich glaube, durch diese Worte seinem Programme untreu, indem er die Ursprungsstellen nun nicht mehr streng im Auge behält, um dennoch »Unklarheiten« zu verhüten. Das Wandern der Ursprungsstellen, das sich Einstellen von anders als wie im Normalen sich findenden Zuständen wird zu einer Schwierigkeit, welche bei einer umsichtigen Eintheilung auch berücksichtigt sein will. Dieses Unstäte in der Anordnung der Gesichtsmuskulatur ist einer schematisirenden Behandlung nicht günstig, zumal da die den Muskeln zugesprochene Funktion dabei nicht immer die gleiche bleiben kann.

Die außerordentlich variable Anordnung der Gesichtsmuskeln des Menschen war bisher niemals Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen; sie veranlasste mich zu vergleichend-anatomischen Studien, bei denen die Schwierigkeiten obiger Natur größtentheils eine Lösung fanden. Dieselbe erfolgte unter Berücksichtigung rein anatomischer Einrichtungen, während die Funktion der Muskeln ganz außer Acht gelassen werden konnte. MERKEL verlangt nun aber, dass man sich bei der Eintheilung des *Musc. orbicularis oculi* auch der physiologischen Funktion der Theile des Muskels zu erinnern habe. Dieser Ansicht müssen wir unsere Zustimmung versagen. Es sind folgende Gründe dafür anzuführen. Die Funktion der Gesichtsmuskeln kennen wir aus experimentellen Untersuchungen nicht genügend: wir bilden uns eine Art provisorischer Vorstellung von der Leistung der Muskeln, indem wir dieselbe aus denjenigen anatomischen Thatsachen ablesen, welche in den Ursprungs- und Insertionsstellen und in dem Verlaufe gipfeln. In unserer Vorstellung können

wir uns so auch die Wirkung konstruiren, welche bei der Kontraktion verschiedener Muskeln erfolgt; wir können auch umgekehrt eine bestimmte complicirte Muskelwirkung zu analysiren versuchen, wie es unter Anderen auch MERKEL für die um das Auge sich abspielenden Bewegungen seiner Zeit that (vgl. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von GRAEFE und SAEMISCH, Bd. I). Unsere jetzige Vorstellung von der Funktion der Muskeln bleibt aber eine aus anatomischen Daten abgeleitete, und damit dieselbe wenigstens eine den Thatsachen konforme sei, müssen die Vorbedingungen, das heißt die genaue Kenntniss der anatomischen normalen und anormalen Verhältnisse erfüllt sein. Da ich diese Vorbedingungen nicht als erfüllt erachtete, griff ich den Gegenstand für erneute Untersuchungen auf. In solchen anatomischen Forschungen haben anatomische Gesichtspunkte alleinige Geltung, weil physiologische erst gewonnen werden sollen. Auch die Eintheilung des untersuchten Gebietes wird desswegen eine anatomische sein müssen.

Aus genau festgestellten anatomischen Thatsachen vermögen wir nun wohl Schlüsse auf gewisse Funktionen einzelner Muskeltheile zu ziehen, aber ohne aus ihnen die gesammten Lebenserscheinungen der Muskeln ergründen zu können. Immerhin nehmen wir aus diesen Schlussfolgerungen die wichtige Erfahrung mit, dass zu einer morphologisch gut abgegrenzten Muskelgruppe Gebilde von sehr verschiedenem funktionellen Werthe gestellt werden müssen. So z. B. gehören die Muskeln um die Lidspalte und der *M. zygomaticus* durch die engsten genetischen Verwandtschaftsbeziehungen in eine und dieselbe Gruppe; aber durch ihre anatomischen Beziehungen zur Lidspalte einerseits und zur Mundspalte andererseits gestaltet sich ihre Funktion ganz verschieden. Es trifft in gleicher Weise das Umgekehrte zu, dass nämlich Muskeln, deren Leistung nahezu zusammenzustimmen scheint, eine natürliche Gruppe nach ihrer physiologischen Seite hin bilden mögen, anatomisch aber grundverschieden von einander sind. Das ist unter Anderem der Fall bei dem von HENLE als *M. quadratus labii superioris* aufgeführten Gebilde, deren angulare, infraorbitale und jugale Zacken ganz verschiedener Herkunft sich rühmen, anatomisch drei verschiedene Muskeln repräsentiren. Diese wenigen Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, dass anatomische und physiologische Eintheilungsprincipien sich nicht zu decken brauchen, dass, wenn wir physiologische Gesichtspunkte bei der Behandlung eines anatomischen Gegenstandes Geltung gewinnen lassen, wir vollständig irre geleitet werden können. Daraus geht für uns



mit Nothwendigkeit hervor, dass anatomische und physiologische Forschung mit ihren verschiedenen Untersuchungsmethoden auch auf dem Gebiete der Myologie selbständige Dinge bilden sollen. Dabei bleiben ja die sichtbaren Berührungspunkte beider Disciplinen bestehen. Die anatomische geht der physiologischen voraus, und ihre Resultate bilden die Grundlage für die letztere. Eine Theilung der Arbeit kann der Sache auch hier nur förderlich sein. Nach unserer Meinung hat der Anatom wie der Physiolog ganz bestimmte eigene Ziele zu erreichen. Es hieße, die physiologische Disciplin gering schätzen, wollten wir bei anatomischen Untersuchungen nur so nebenbei die aus dem Gegenstande zu entnehmenden, oft complicirten physiologischen Resultate eruiren. In der Anatomie der Gesichtsmuskeln sind wir schon eine Strecke weiter gekommen, während der Physiolog, wie mir scheint, noch ein großes und schwieriges Gebiet bei der Erforschung der Wirkung der so äußerst mannigfach angeordneten, sich kreuzenden, verflechtenden und auf die verschiedenste Weise sonst noch zusammenhängenden Gesichtsmuskeln des Menschen und der Thiere zu durchwandern hat. Wenn wir uns nämlich auch die Wirkung eines jeden einzelnen Muskelbündels aus den anatomischen Verhältnissen konstruiren können, so werden wir doch aus diesen schwerlich die vielen stattfindenden kombinierten Wirkungen mehrerer Muskeln abzulesen vermögen, welche unter der physiologischen Koordination ganz heterogener Muskeln das feine Mienenspiel nach sich ziehen.

Wie schwer die Lösung der Fragen auf dem Felde der Muskelphysiologie ist, wissen wir z. B. von den *Mm. intercostales*. Haben wir nur erst einmal die Schwierigkeiten, welche die Funktion der Gesichtsmuskeln darbietet, erkannt, so sind wir wohl auch hier einen Schritt vorwärts gekommen.

Es darf hier nun auch nicht unerwähnt bleiben, dass MERKEL's Bemerkungen über die Funktion der von ihm aufgestellten Theile des *Orbicularis oculi* gegen Einwendungen nicht gesichert sind. MERKEL spricht seiner, bisher nur nebenbei erwähnten oder ganz unbeachtet gebliebenen lateralen Zacke des »*Musc. superciliaris*« die Bedeutung zu, dass dieselbe bei der Senkung der Braue im Ganzen, wie man sie beim finsternen Blick vornimmt, immer gemeinsam mit dem *Corrugator supercilii* theilhaftig sein müsse. Hiergegen mache ich die Thatsache geltend, dass MERKEL's laterale Zacke des *M. supercil.*, d. h. das aus dem lateralen Theile des *Orbicularis oculi* zur Stirn empor tretende Muskelbündel beim

Menschen nicht selten fehlt. Dass die Individuen ohne jene Zacke dennoch einen finsternen Blick werden ausgeführt haben können, wer mag es bezweifeln? Dass größere Abschnitte, vielleicht sogar der ganze Orbicularis oculi beim Zustandekommen des »finsternen Blickes« mitbetheiligt sind, halte ich für nicht unwahrscheinlich, zumal wir wissen, dass der Musc. orbicul. oculi lateral- und aufwärts in die oberflächliche Schläfenfascie fest eingelassen ist, und dass auf diese Weise seine Wirkung auch auf Stirn und Schläfe sich ausdehnen kann. Auf jene Thatsache hat auch BARDELEBEN hingewiesen; sie findet überdies durch vergleichend-anatomische Daten ihre Erklärung. Wir können der MERKEL'schen Meinung also eine andere mindestens gleich berechnigte an die Seite stellen, ohne derselben aber mehr als das Prädikat einer Meinung geben zu wollen. Sicherheit hierüber mag uns das Experiment bringen.

Wenn wir nun die anatomischen und physiologischen, ihre eigenen Wege gehenden Forschungen von einander trennen dürfen, so bekennen wir uns als Anhänger der ersteren. Und von rein anatomischen Gesichtspunkten geleitet wollen wir nun die Eintheilung des Orbicularis oculi nach MERKEL prüfen. Dieselbe muss, um als richtig anerkannt zu werden, auch den anatomischen Verhältnissen vollauf Rechnung tragen.

Der Name »orbicularis« entspricht einem rein anatomischen Begriffe, er erhebt keinerlei Anspruch, etwas über die Funktion eines »Orbicularis« auszusagen und bedeutet, dass ein Muskel aus orbiculären, kreisförmigen, Faserbündeln zusammengesetzt sei. Die Theile eines Musc. orbicularis müssen also ebenfalls einen kreisförmigen Verlauf oder mindestens die Strecke eines solchen zurücklegen.

MERKEL stellt nun folgende vier Abtheilungen am Orbicularis oculi auf: 1) M. palpebralis, 2) M. orbitalis, 3) M. malaris, 4) M. superciliaris. »Die Aufstellung der Abtheilungen des M. palpebralis und orbitalis ist ja alt genug«, und da dieselben nahezu concentrisch um die Lidspalte verlaufen, so lassen wir sie als Theile eines Orbicularis oculi gelten. Sie entsprechen ganz den an einen »Orbicularis« gestellten Bedingungen. Anders steht es um die Mm. malaris et superciliaris, deren jeden MERKEL aus einer lateralen und medialen Zacke bestehen lässt, wodurch »der Verlauf des ganzen M. orbicularis oculi ein durchaus symmetrischer und leicht verständlicher« werde. Diese letzte Aussage trifft nicht zu, wenn die laterale Zacke des »M. superciliaris« beim Menschen fehlt, oder nur in Andeutungen vorhanden ist; denn dann fehlt natürlich die »durchaus symmetrische

Anordnung« des Orbicularis oculi. Steigen indessen laterale Bündel aus dem orbiculären Verlaufe zur Stirn empor, so müssen wir dieselben in Übereinstimmung mit MERKEL als Theile des Orbicularis oculi betrachten. Sie liegen außerhalb der Augenhöhle, extraorbital, und sind einer Pars extraorbitalis RICHTER's zuzutheilen. Einen selbständigen Muskel stellen sie indessen nicht dar.

Die mediale Zacke des M. superciliaris MERKEL's, »der wohlbekannte Corrugator supercilii«, besitzt ihren Ursprung am Skelete oberhalb des Ligam. palpebrale mediale und reicht oft bis zur Glabella empor. Der Verlauf ihrer Bündel ist ein gestreckter, die Insertion liegt in der Haut der Augenbrauengegend. Der Corrugator supercilii ist erst beim Menschen wohl entfaltet anzutreffen; hier erscheint er oft ganz abgetrennt von seinen Nachbarn. Er ist durch selbständigen Ursprung und selbständige Insertion, etwa eben so wie der M. zygomaticus, zu einem selbständigen Muskel geworden, was sich natürlich auch in der Wirkung wird äußern müssen. Er ist aus dem Verbande orbiculärer Fasersysteme herausgetreten und hat damit aufgehört, ein Theil eines Orbicularis oculi zu sein. Er ist das Produkt eines Differenzirungsprocesses der Muskulatur oberhalb der Lidspalte, ein neu geschaffenes Glied der ganzen in der Nähe der Orbita gelagerten Muskulatur, zu welcher auch der Orbicularis oculi und der Corrugator supercilii gehören. Der Letztere entstand aus orbiculären Fasern, ist aber kein Theil des Orbicularis oculi mehr, sondern ein Abkömmling oder ein Sprössling desselben. Als einen solchen führte ich den Corrugator supercilii in meinen Untersuchungen auf, und zwar mit dem gleichen Rechte, wie ich den Caninus, Nasalis, Triangularis oder Risorius Santorini etc. als Abkömmlinge des Orbicularis oris bezeichnen durfte. Wenn schon die Eintheilung wirklich orbiculärer Bündel einer gewissen Willkür unterliegen, eine Sache des Geschmacks sein mag, so scheint es doch ein Erfordernis zu sein, einen Corrugator supercilii nicht als eine Abtheilung des Orbicularis oculi hinzustellen.

Das, was wir hier über den Corrugator sup. aussagten, ist anwendbar auf die mediale Zacke des Musculus malaris MERKEL's. Dieselbe entsteht in der Nähe des medialen Augenwinkels, sie »löst sich aus dem Kreisverlauf des M. orbitalis los, hat also dort einen Ursprung am Knochen, hier nicht; sie endet absteigend in der Haut der Wange« (siehe MERKEL). Der Faserverlauf der medialen Zacke ist größtentheils ein gestreckter; die Zacke ist also kein Theil des Orbicularis oculi mehr. Wir haben dieselbe als eine intermediäre



Portion zwischen Orbicularis oculi und Levator labii alaeque nasi kennen gelernt (s. meine Untersuchungen). Da die Beziehungen dieser intermediären Portion zu den beiden Letzteren eine gleich innige sein kann, warum, frage ich, zählt man den Levator labii alaeque nasi nicht auch zum Orbicularis oculi? Dieses wäre weder vom anatomischen noch vom physiologischen Standpunkte aus zu rechtfertigen. Die mediale Malariszacke gehört, unserer Meinung nach, zu einer Muskelgruppe, welcher auch der Orbicularis oculi sowie der Levator labii alaeque nasi zugehören.

MERKEL'S laterale Zacke des M. malaris besteht beim Menschen aus Bündeln, welche lateral von der Orbita sehr mannigfaltige Zustände aufzuweisen vermögen. Wir treffen hier Bündel an, welche, von der Wange aus verfolgt, aufwärts den orbiculären Theilen angelehnt, selbst orbiculär verlaufen. Diese Bündel können wir als Theile des Orbicularis oculi betrachten, eben so wie diejenigen, welche sich als lateraler Theil der in der Continuität getrennten Orbicularisfasern zu erkennen geben. Der mediale Antheil der letzteren wäre dann in oberen Muskelbündeln der medialen Malariszacke zu suchen. Der Hauptantheil der Elemente der lateralen Malariszacke jedoch entsteht auf dem Jugale aus der oberflächlichen Schläfenfascie und gelangt zur Wangengegend oder zum oberen Abschnitte der Oberlippe. Untere Bündel schmiegen sich sehr oft auf das Innigste den Bündeln des Musc. zygomaticus an, so dass eine scharfe Grenze unmöglich angegeben werden kann; zuweilen verlaufen dieselben noch auf dem Jochbogen gerade nach hinten. Dieser Hauptantheil der lateralen Malariszacke besitzt einen gestreckten Verlauf und ist eben so wenig wie die mediale Zacke und der Corrugator supercilii ein Bestandtheil eines Orbicularis oculi. Haben die mediale Malariszacke und der Corrugator wenigstens das Recht für sich in Anspruch zu nehmen, als Abkömmlinge des Orbicularis oculi aufgeführt zu werden, so geht aus den vergleichend-anatomischen Untersuchungen klar hervor, dass die laterale Malariszacke mit gestrecktem Verlaufe niemals ein Theil des Orbicularis oculi gewesen ist. Sie bildete einst mit dem M. zygomaticus gemeinsam einen von der Oberlippe bis zur Ohrmuschel ziehenden Muskel. Von diesem M. auriculo-labialis superior aus konnte die Entstehung orbiculärer Fasern verständlich gemacht werden, so dass wir, streng genommen, den Orbicularis oculi von Bündeln der lateralen Malariszacke ableiten müssen. Und mit einem um wie Vieles größeren Rechte, als MERKEL es beanspruchen darf, könnte man daher den Orbicularis oculi als einen Theil des Zygomatico-

Malaris hinstellen! Die sogenannte laterale Malariszacke ist eine intermediäre Zone zwischen dem Orbicularis oculi und dem M. zygomaticus geworden; rechnet man sie zum Orbicularis oculi, so weiß ich keinen Grund, warum man nicht auch den M. zygomaticus dem Orbicularis oculi hinzuzählt. Es gehören alle drei Muskeln in eine einzige Gruppe, welche man als zygomatico-orbitale oder zyg.-orbiculare wegen des Vorherrschens jugaler und orbicularer Fasern bezeichnen mag. Die »malare« Zwischenportion ist ein Rest des primitiven Zusammenhanges zwischen den beiden anderen; sie wird beim Menschen zuweilen vollständig vermisst, so dass dann ebenfalls die »durchaus symmetrische Anordnung« des Orbicularis oculi MERKEL's Schaden leidet. Ist sie aber vorhanden, so lassen sich an ihr oft Bündel zur Wange und solche zur Lippe unterscheiden. Die ersteren benannte ich als orbito-malare, die letzteren als orbito-labiale.

Die Thatsache, dass Theile der lateralen Malariszacke beim Menschen zuweilen Anheftungen am Jugale finden und einen Musc. zygomaticus minor aufbauen, hätte bei einer Eintheilung des M. orbicularis oculi mit in Rechnung gebracht werden müssen. Sie hätte auf die hier obwaltenden Schwierigkeiten hingewiesen und vor Irrthümern bewahrt.

Fassen wir das Ergebnis unserer Betrachtungen zusammen, so besteht dasselbe darin, dass, so weit es die Eintheilung des Orbicularis oculi nach MERKEL betrifft, dieselbe nicht gut geheißsen werden kann, dass wir mit MERKEL außer der Pars palpebralis und orbitalis nur noch die zuweilen auftretende laterale Zacke des »M. superciliaris« als Theile des Orbicularis oculi deuten können. Es ist unserer Meinung nach von HENLE kein günstiger Griff gewesen, den M. malaris zum Orbicularis oculi zu rechnen, und von MERKEL nicht, HENLE's Eintheilung zu übernehmen und außerdem noch den Corrugator supercilii dem Orbicularis oculi hinzuzufügen.

Es bleibt MERKEL's Verdienst, auf die laterale Zacke des »M. superciliaris« aufmerksam gemacht zu haben. Spezielle Untersuchungen über dieselbe wären wohl als ein sehr willkommener Beitrag zur Lehre des menschlichen Musc. orbicularis oculi aufgenommen worden. Vielleicht hätten wir aus ihnen ein Urtheil gewonnen, in wie weit auch von dieser Seite her eine Vervollkommenung der menschlichen Gesichtsmuskulatur sich anbahnt, und wie nützlich es wäre, die diesbezüglichen anatomischen Zustände bei verschiedenen Menschenrassen zu berücksichtigen, um auch für die anthropologischen Bestrebungen Nutzen daraus zu ziehen.

Diese Mittheilungen sagen aus, wie gewagt es ist, wenn wir physiologischen Gesichtspunkten bei der Eintheilung eines anatomischen Gebietes, also bei anatomischer Forschung, freiesten Zutritt gewähren. Es können Verwirrungen aller Art entstehen, indem morphologisch ganz heterogene Gebilde zusammengeworfen werden. Ein etwaiger Vorwurf der Einseitigkeit aber kann uns wohl nicht treffen, da wir dem physiologischen Forschen volle Gerechtigkeit widerfahren lassen wollen, dasselbe aber gern eigene Wege betreten sehen. Die Berührungspunkte zwischen anatomischen und physiologischen Resultaten ergeben sich späterhin von selbst.

Es sei schließlich darauf hingewiesen, dass bei der Eintheilung der Gesichtsmuskulatur das Heranziehen entwicklungsgeschichtlicher Momente für den Anatomen Nothwendigkeit wird. Durch sie, seien sie phylogenetischer oder ontogenetischer Natur, gewinnen wir einen weiteren Gesichtskreis bei der Beurtheilung der Thatsachen. Nicht nur die menschlichen Befunde, sondern auch die bei Thieren lernen wir durch die genetische Methode besser verstehen und auf einander beziehen. Der letzteren habe ich mich bei meinen Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur bedient und glaube dadurch weiter gekommen zu sein, als MERKEL durch die hier <sup>4</sup>besprochene Abhandlung. Wenn MERKEL erwähnt, dass ich selbst eingestehe, in der Eintheilung des Orbicularis oculi nicht weiter gekommen zu sein, so ist das nicht in dem MERKEL'schen Sinne zu verstehen, da für mich der Orbicularis oculi des Menschen ein anderer Muskel ist als der von MERKEL eingetheilte. Mein Zugeständnis ging nur dahin, über den *Musc. orbicularis oculi* keine eigenen Beobachtungen angestellt zu haben. Ich begnügte mich mit der Wiedergabe einiger Angaben, die mir bei der Eintheilung des Muskels die wichtigsten schienen. Die Fragestellung war für mich diese: haben Muskelbündel der *Pars palpebralis* und der *Pars orbitalis* (et *extraorbitalis*) beim Menschen derartige neue Beziehungen zu Nachbarorganen, etwa zum Thränensacke, zu den Thränenröhrchen, zur *Conjunctiva*, zur Haut der Augenlider, zu den Drüsen und Cilien der Augenlider etc. erworben, dass diese Muskelbündel als Unterabtheilungen jener Orbicularistheile aufgeführt zu werden verdienen? In diese Kategorie würden wir etwa den HORNER'schen und den MOLL'schen Muskel zu zählen haben, vielleicht noch manche andere orbiculär verlaufende Muskelbündel, von denen auch MERKEL sehr genaue Beschreibungen in dem Handbuch der gesammten Augenheilkunde von GRAEFE und SAEMISCH gab.

---



# Über die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*.

Von

**Wladimir Schewiakoff**

aus St. Petersburg.

---

Mit Tafel VI—VII und 4 Figuren im Text.

---

Die Beobachtungen, welche in der vorliegenden Arbeit geschildert sind, beziehen sich auf einen Süßwasserrhizopoden *Euglypha alveolata* Duj., bei dem es mir gelungen ist, die typische Karyokinese zu verfolgen.

Das Material stammt aus den Bassins des Schlossgarten zu Schwetzingen und wurde mir durch die Güte des Herrn Assistenten Dr. BLOCHMANN zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm meinen innigsten Dank ausspreche. Bei der sorgfältigen Untersuchung der Theilungsstadien erwies es sich, dass bei der *Euglypha* die Sternform des Kerns anzutreffen sei, welcher Umstand auf das Vorkommen einer indirekten Kerntheilung zu schließen Anlass gab. Auf Wunsch und unter der Leitung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. O. BÜTSCHLI, wurde die Arbeit im Frühjahr vorigen Jahres sofort in Angriff genommen.

Ich begann meine Beobachtungen an lebenden Thieren. Behufs dieses Zweckes wurden die passenden Theilungsstadien mit Hilfe eines Capillarröhrchen herausgefangen und auf einem Objektträger in Wasser isolirt. Wegen der Kleinheit des Objektes wurden die Thiere unter dem Mikroskope bei einer schwachen Vergrößerung (circa 30) herausgefangen, wobei ich mich eines bildumkehrenden Oculars bediente, das die Arbeit bedeutend erleichterte. Bei der Herstellung von Präparaten wurde das Deckgläschen mit von

BÜTSCHLI<sup>1</sup> empfohlenen Wachsfüßchen versehen, um dem Zerdrücken der Thiere durch das Deckgläschen beim Verdunsten des Wassers vorzubeugen. Dank dieser Vorrichtung wird man auch in den Stand gesetzt, die Thiere von verschiedenen Seiten zu betrachten, was bei dem Studium der Kerntheilungsfiguren von großer Wichtigkeit ist. Durch vorsichtiges Andrücken des Deckglases werden die Thiere zwischen dem Objektträger und dem Deckgläschen festgelegt, worauf das letztere vermittels einer Präparirnadel verschoben wurde. Durch die dabei entstehende Reibung können die komprimirten Thiere in verschiedener Richtung gewälzt werden. An den, auf die beschriebene Weise hergestellten Präparaten verfolgte ich intra vitam den vollen Verlauf der Theilung.

Bei Aufertigung der Dauerpräparate verfuhr ich folgendermaßen: die in Theilung begriffenen Exemplare wurden in einem Uhrschildchen isolirt, wo sie bis zur definitiven Aufstellung weiter behandelt wurden. Als Fixirungsflüssigkeiten bediente ich mich der 1%igen Chrom-Essigsäure oder noch besser des FLEMMING'schen Gemisches<sup>2</sup> von Chrom-Essig-Osmiumsäure. Letztere Konservirungsflüssigkeit leistet vorzügliche Dienste, jedoch verlangt sie eine höchst kurze Einwirkungszeit und ein gründliches Auswaschen, da im widrigen Falle die Präparate nachdunkeln und zum Studium der chromatischen Figur untauglich werden. Als beste Färbungsmittel erwiesen sich nach langem Ausprobiren GRENACHER's Alaunkarmin und Pikrokarmin, mit deren Hilfe die reinsten Kernfärbungen erzielt werden konnten. Die Anwendung des Pikrokarmins verlangt ebenfalls eine gewisse Vorsicht, da es die Präparate leicht überfärbt. Die mehrfach ausgewaschenen Thiere wurden mit Alkohol entwässert und in Nelkenöl aufgeheilt. Das Zusetzen des Alkohols und Nelkenöls muss sehr vorsichtig geschehen, weil dabei sehr leicht Schrumpfung entstehen, durch welche die feineren Strukturverhältnisse des Zellplasmas und namentlich des Kerns zu Grunde gehen. Am besten ist es, wenn man Flüssigkeiten von verschiedenen Konzentrationen allmählich nach einander durchleitet. Endlich wurden die Präparate in Kanadabalsam, oder noch geeigneter in Dammarlack aufgestellt.

Zur Erhaltung bestimmter Theilungsphasen wurden die Thiere unter dem Mikroskope verfolgt, im nöthigen Momente abgetödtet und

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. 1876. pag. 61.

<sup>2</sup> W. FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882. pag. 381.

daselbst weiter präparirt. Somit erhielt ich Präparate von allen charakteristischen Theilungsstadien, an denen ich Manches, was ich bei der Beobachtung lebender Exemplare bemerkte, kontrolliren konnte.

Schließlich sei noch eines Verfahrens erwähnt, dessen ich mich bei der Isolirung der Kerne bediente. Dieses Verfahren, das sogenannte Zerfließenlassen, wurde von BÜTSCHLI<sup>1</sup> bei seinen Untersuchungen der Conjugation der Infusorien mit großem Erfolge angewandt und leistete auch mir in diesem Falle vorzügliche Dienste. Zuerst wurde das Thier wieder durch Andrücken des Deckglases gepresst und dadurch an einer Stelle festgelegt: nach der hergestellten Pression drückte ich vorsichtig mit der Präparirnadel auf das Deckgläschen bis die Kieselschale zerstört wurde; darauf wurde durch weiteres Klopfen mit der Nadel und Hin- und Herbewegen des Deckglases das Plasma zum Zerfließen gebracht, bis der Kern endlich isolirt wurde. Ein vorsichtiges Durchleiten von Wasser beschleunigte die Isolirung. Dieses Verfahren erfordert große Sorgfalt, da bei geringster Unvorsichtigkeit auch der Kern zerdrückt wird, wobei selbstverständlich jegliche Struktur verloren geht. Auch muss das Wasser sehr vorsichtig durchgeleitet werden, da ja dabei die hergestellte Pression aufgehoben und das Thier von seinem Platze leicht fortgeschwemmt wird. Der ganze Kunstgriff besteht darin, den Zusatz der Flüssigkeit auf einer Seite des Deckglases durch gleichzeitiges Absaugen mit Fließpapier auf der anderen zu reguliren.

Sämmtliche Beobachtungen wurden mit einem ZEISS'schen Instrumente, Ocular 2 und 4, dem ABBE'schen Beleuchtungsapparat und den homogenen Immersionen: SEIBERT  $1/12''$  und HARTNACK  $1/15''$  gemacht.

Bevor ich mich nun zur Schilderung der gewonnenen Ergebnisse wende, halte ich es für angemessen, die Bauverhältnisse des normalen *Euglyphen*körpers, wie sie sich nach meinen Untersuchungen herausstellen, zu erörtern. Dies scheint um so mehr geboten, weil im Verlaufe der Theilung auch am Zellplasma gewisse Differenzirungen auftreten, die mit der Veränderung der Kernstruktur in Beziehung zu stehen scheinen.

CARTER<sup>2</sup>, wie HERTWIG und LESSER<sup>3</sup> unterschieden am Proto-

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, l. c. pag. 62.

<sup>2</sup> H. C. CARTER, On freshwater Rhizopoda of England and India. An. and Mag. of natur. history. III. Vol. 13. pag. 32.

<sup>3</sup> R. HERTWIG und E. LESSER, Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. Suppl. 1874. pag. 122.



plasmakörper der Euglypha zwei Abschnitte: einen fast  $\frac{2}{3}$  des Körpers betragenden vorderen, feinkörnigen, und einen hinteren, hyalinen. F. E. SCHULZE<sup>1</sup> dagegen unterschied drei Regionen, was auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Der Plasmaleib ist ziemlich deutlich in drei hinter einander gelegene Körperregionen oder Zonen differenzirt (Taf. VI Fig. 1 *AZ*, *KZ* und *HZ*). Eine scharfe Grenze zwischen diesen Zonen besteht natürlich nicht, sie gehen allmählich in einander über; besonders sind vorderer und mittlerer Abschnitt weniger scharf geschieden, welcher Umstand auch wahrscheinlich die ersterwähnten Forscher bewogen hat, nur zwei Regionen zu unterscheiden. Meiner Ansicht nach unterscheiden sich die Zonen nicht nur durch verschiedene Konsistenz und Struktur, sondern auch funktionell, wie ich weiter unten zu zeigen versuchen werde.

Im normalen Zustande füllt der Weichkörper die starre Kieselhülle nicht vollständig aus, sondern steht an einigen Stellen von derselben ab. Stärker steht das Plasma im vorderen Drittel des Körpers von der Schale ab, und liegt nur dem Mündungsrande derselben unmittelbar an. Dieser Theil bildet den vorderen oder oralen Abschnitt des Weichkörpers (Taf. VI Fig. 1 *AZ*); derselbe besitzt ein geringes Lichtbrechungsvermögen, was auf eine geringere Konsistenz, d. h. eine flüssigere Beschaffenheit des Plasmas hindeutet. Die feinere Struktur des Plasmas ist grobnetzig oder vielmehr wabig-maschenförmig und besteht, um mit STRASBURGER<sup>2</sup> zu reden, aus dem hyalinen Maschenwerke — dem Cyto-Hyaloplasma (*Ch*), in welchem zahlreiche feine Körnchen — Cyto-Mikrosomen (*Chm*) eingelagert sind; diese Maschen des Protoplasmanetzes sind von einem wahrscheinlich wässrigen Saft — dem Cyto-Chylema (*Cch*) erfüllt.

Das Hyaloplasma differirt im Lichtbrechungsvermögen ziemlich stark von dem es erfüllenden Saft und ertheilt dem Plasma bei mittlerer Vergrößerung den Anschein einer alveolären Beschaffenheit. An dem Mündungsrande der Schale tritt das Cyto-Hyaloplasma in Form von breiten Fortsätzen oder Lappen hervor, die sich mehrfach theilend, in dünne, fadenförmige, spitzwinkelige, unter einander nicht anastomosirende Pseudopodien (*ps*) auslaufen. Diese Pseudopodien

<sup>1</sup> F. E. SCHULZE, Rhizopodenstudien. III. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875. pag. 100.

<sup>2</sup> E. STRASBURGER, Über den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. Heft 1. 1882. p. 479.

dienen, wie bekannt, zur Fortbewegung und Nahrungsaufnahme. An den eingelagerten Mikrosomen gewahrt man, dass das ganze Protoplasma sich in fortwährender Cirkulation befindet; die Cyto-Hyaloplasmaschen wechseln auch unaufhörlich in Gestalt — bald verengern sie sich, bald erweitern sich dieselben. An diesen Strömungserscheinungen nehmen auch die Pseudopodien Theil, in welchen man bei starken Vergrößerungen (homog. Immers.  $\frac{1}{15}$ "') selbst Mikrosomata gewahren kann. Sobald die Pseudopodien einen Nahrungskörper aufnehmen, werden sie eingezogen und führen den Nahrungskörper mit sich, welcher aber nicht in der vorderen Region verbleibt, sondern in die mittlere Zone weiterbefördert wird. Wenigstens habe ich bei meinen Beobachtungen nie gesehen, dass die Nahrung in der oralen Zone verweilte. Aus dem eben Gesagten geht, glaube ich, zur Genüge hervor, dass wir den oralen Abschnitt des Weichkörpers als eine zur Lokomotion und Nahrungsaufnahme dienende Protoplasmaschicht auffassen können. In meiner weiteren Beschreibung werde ich, der Kürze wegen, diese Region des Plasmas, ihrem äußerlichen Aussehen nach, als die orale oder alveoläre Zone bezeichnen.

Der darauf folgende, mittlere Abschnitt (Taf. VI Fig. 1 *KZ*) erscheint viel trüber und auf den ersten Blick bedeutend grobkörniger, obgleich die feine Struktur durch die eingelagerten Nahrungskörper und gewisse stark lichtbrechende Körper verdeckt wird. Aus diesem Grunde erscheint er sogar ganz undurchsichtig. Wenn bei der Theilung der ganze Weichkörper in Bewegung geräth, bemerkt man auch etwas von den Strukturverhältnissen: das Plasma ist gleichfalls wie das obere netzig, jedoch bedeutend engmaschiger, die Cyto-Hyaloplasmastränge nicht so stark lichtbrechend und die Mikrosomen grobkörniger. In dieser Zone trifft man auch ständig Nahrungskörper eingelagert (*nk*), die aus kleinen Algen wie z. B. *Scenedesmen*, *Diatomeen* etc. bestehen. Außerdem befindet sich hier noch eine große Menge grober, stark lichtbrechender Körper angehäuft. Diese früher irrthümlich für Fettkörner gehaltenen Körperchen dürfen nach der Auffassung BÜTSCHLI's<sup>1</sup> als Endprodukte des Stoffwechsels betrachtet werden und werden als Exkretkörnchen (*ek*) bezeichnet. Sie finden sich wie die Nahrungskörper nur in der mittleren Zone, wo sie auch abgeschieden werden. Dem zufolge muss die Assimila-

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Protozoa. 1880. pag. 103.

tion der Nahrung in dieser mittleren Körperregion geschehen und das Protoplasma eine verdauende Funktion besitzen. Zuweilen ist die Menge der Exkretkörnchen so beträchtlich, dass die Zone ganz undurchsichtig wird: dies ist namentlich bei den sich zur Theilung anschickenden Euglyphen zu bemerken. Beiläufig will ich noch gewisse Inhaltskörper erwähnen, die ich nur zwei- oder dreimal in der mittleren Region beobachtete. Es waren ziemlich große rundliche Körper von geschichtetem Baue (*a*), welche ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die Exkretkörnchen besaßen; ihrem äußeren Aussehen nach erinnerten sie an Amylumkörner, die bei einigen Mastigophoren und Algen angetroffen werden, auch zeigten sie die bekannte Stärkereaktion mit Jod. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob sie als endogene Erzeugnisse des Plasma aufgefasst werden dürfen.

In dieser Zone, fast an der Grenze des darauf folgenden Abschnittes, finden sich eine bis zwei kontraktile Vacuolen (*cv*), welche peripherisch gelegen sind.

Die eben beschriebene mittlere Körperregion werde ich fernerhin als die Körnerzone bezeichnen.

Endlich komme ich zur Besprechung des dritten, hinteren, für meine Untersuchungen wichtigsten Abschnittes des Plasmaleibes (Taf. VI Fig. 1 *HZ*). Nach der Auffassung CARTER's, HERTWIG und LESSER's, wie SCHULZE's<sup>1</sup> ist dessen Plasma homogen, fast hyalin, wie es auch bei mittleren Vergrößerungen auf den ersten Blick erscheint. Nach genauem Studium bei starken Systemen erweist es sich bestehend aus einem äußerst engmaschigen Netzwerke von Hyaloplasma, in welchem sehr kleine Mikrosomen eingebettet sind; die Maschen des Protoplasmanetzes sind von Cyto-Chylema erfüllt, dessen Brechungsexponent von dem des Hyaloplasmas sehr wenig differirt, aus welchem Grunde auch das Gerüstwerk sehr schwach hervorsticht. Das Lichtbrechungsvermögen des Cytoplasma ist ziemlich gering, jedoch beträchtlicher, als das der Körnerzone. Diese Region beherbergt in ihrer Mitte den Kern (*n*), welcher dem zähflüssigen Cytoplasma als ein freischwebender Körper eingelagert ist. Seine Gestalt ist regelmäßig kugelig. Dank dem bedeutend stärkeren Lichtbrechungsvermögen resp. der Dichtigkeit, im Gegensatz zu dem ihn umgebenden Cytoplasma, grenzt sich seine Peripherie scharf und deutlich ab. Der Kern zeigt den bekannten, bei Rhizopoden so verbreiteten, bläschenförmigen Bau. Er erscheint im lebenden Zustande durchsichtig,

<sup>1</sup> l. c.



bläulich und homogen und ist von einer dünnen Hülle, der Kernmembran, umschlossen; in seinem Inneren ist ein ziemlich dichtes und daher dunkelbläulich, ebenfalls homogen erscheinendes Kernkörperchen (*Nucleolus ncl*) eingeschlossen. Bis dahin stimmen meine Beobachtungen mit denen der oben erwähnten Forscher überein. Behandelt man nun aber das Thier mit einer Fixirungsflüssigkeit, so ändern sich die feineren Bauverhältnisse des Kerns sofort: es kommt ein scharf und deutlich ausgeprägter netzförmiger, jedoch sehr feiner Bau des Nucleoplasmas zum Vorschein. Dass diese Erscheinung nicht künstlich durch Anwendung der Fixirungsmittel, als eine Folge der Gerinnung des Kernsaftes, erzeugt wird, leuchtet, glaube ich, von selbst ein. Schon FLEMMING<sup>1</sup> hat gezeigt, dass im lebenden Zustande das Lichtbrechungsvermögen der Kerngerüststränge dem des Kernsaftes nur sehr wenig überlegen ist, aus welchem Grunde die ersteren auch blass und undeutlich erscheinen; in verschärfter Form treten sie nur durch die Fixirung (d. h. Wasserentziehung unter Gerinnung) der Reagentien hervor. In unserem Falle hätten wir noch eine geringere oder minimale Differenz im Lichtbrechungsvermögen des Nucleo-Hyaloplasma und Nucleo-Chylema, wesshalb auch von feineren Strukturverhältnissen am lebenden Kerne nichts zu beobachten ist. Weitere Verhältnisse mögen noch diese Annahme bestärken. Bei der Theilung oder vielmehr am Schluss derselben kommt zuweilen die seltsame Erscheinung vor, dass nach stattgefundener Kerntheilung das Cytoplasma des Mutterthieres vollständig in das neu hervorgegangene Tochterindividuum überwandert und der Kern des ersteren ausgestoßen wird. So lange der Kern, wenn auch durch einen ganz feinen Faden, mit dem Zellplasma noch in Verbindung steht, erscheint er homogen; sobald aber dieser Verbindungsfaden durchreißt, oder mit anderen Worten der Kern ausgestoßen wird, kommt die erwähnte netzige Struktur sofort zum Vorschein.

Wir hätten also dieselbe Erscheinung wie im vorigen Falle: dass nämlich beim Absterben des Plasma, sei es künstlich durch angewandte Reagentien oder natürlich durch Trennung des Kerns vom Plasma erfolgt, die netzige Struktur des Kerns erscheint. Jedoch kommen diese Strukturverhältnisse nicht nur in Folge des Absterbens des Kerns zur Wahrnehmung. Man kann sie sogar am lebenden Kerne bei gewissen Vorgängen beobachten. HERTWIG und LESSER<sup>2</sup>

<sup>1</sup> W. FLEMMING, l. c. pag. 206—207.

<sup>2</sup> HERTWIG und LESSER, l. c. pag. 126.

haben schon bereits in Betreff des Nucleus von Euglypha die Vermuthung ausgesprochen, dass »im frischen Zustande überhaupt auch normaler Weise in dem Leben des Zellkerns Zustände vorzukommen scheinen, wie wir sie unter Anwendung von Essigsäure in starken Konzentrationen künstlich erzeugen können«. Schreitet nämlich die Euglypha zur Theilung, so bestehen die ersten Veränderungen, die wir am Kerne wahrnehmen, darin, dass er an Volumen zunimmt und dem entsprechend die Netzstruktur, welche am abgetödteten Kerne zu beobachten ist, sichtbar wird (Taf. VI Fig. 2). Gleichzeitig differenzirt sich auch das Cytoplasma der ganzen Region.

Wenn wir also an Euglyphenkernen im normalen Zustande keine Strukturverhältnisse erblicken, so berechtigt dieser Umstand uns noch nicht zum Schluss, dass sie überhaupt fehlen. Vielmehr glaube ich aus dem Gesagten den Schluss ziehen zu können, dass das maschige Netzwerk des Nucleoplasma schon im normalen Kerne vorhanden ist, dass es aber in Folge des fast gleichen Lichtbrechungsvermögens mit dem ihn erfüllenden Kernsaft (Nucleo-Chylema) nicht wahrzunehmen ist, der Kern daher homogen erscheint. Wird aber, wenn ich mich so ausdrücken darf, dieses Gleichgewicht im optischen Verhalten, in Folge gewisser vitalen Veränderungen, aufgehoben, so kommen auch die beschriebenen feineren Bauverhältnisse zum Vorschein. Sie werden demnach nicht aus dem Kernsaft erzeugt, sondern bloß deutlicher gemacht.

Wenden wir uns nun wieder zum Zellplasma des hinteren Abschnittes. In dieser Region erblickt man, bei den sich zur Theilung anschickenden Exemplaren, außer dem Kern, die bekannten Schalenplättchen (Taf. VI Fig. 1 Sp), welche zur Bildung der Schale des Tochterindividuums bestimmt sind. Diese Schalenplättchen liegen im Weichkörper um den Kern in mehreren der Schalenfläche parallelen Schichten. Ob sie in dieser Region auch gebildet werden, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden; möchte aber bemerken, dass ich sie immer nur in diesem und keinem anderen Abschnitte angetroffen habe, die Fälle natürlich ausgeschlossen, wo sie bei begonnener Theilung zur Bildung der neuen Schale in andere Zonen des Weichkörpers übergewandert waren.

Dieser hintere Abschnitt ist keineswegs scharf von dem vorhergehenden zu trennen, sein Plasma ist, wie wir gesehen haben, feinetzig und erscheint bei schwachen Vergrößerungen fast hyalin, aus welchem Grunde wir auch den ganzen Abschnitt der Kürze wegen als die hyaline, nucleäre Zone bezeichnen werden. Jedoch besitzt

das Plasma nicht immer denselben Bau. Wie ich schon erwähnt habe, und weiter bei der Besprechung der Theilungsvorgänge noch ausführlicher zeigen werde, erleidet dasselbe vor und während der Kerntheilung mannigfache Veränderungen. Dieselben geben sich anfänglich am Cytoplasma der hyalinen Zone kund, worauf erst die Veränderungen am Nucleoplasma erfolgen: es scheint demnach, dass das Cytoplasma die Vorgänge zur indirekten Kerntheilung sogar anregt. Bei weiteren Theilungsvorgängen greifen aber dieselben in einander und bedingen sich auch gegenseitig — folglich muss das Cytoplasma zum Nucleoplasma in gewisser Beziehung stehen. Wenn also der Kern die Fortpflanzungs- resp. Theilungserscheinungen anleitet und besorgt, so können wir dieselbe Funktion auch dem ihn umgebenden Cytoplasma nicht absprechen.

Wir hätten demnach an dem Weichkörper der *Euglypha* drei hinter einander gelegene, nicht scharf von einander gesonderte, funktionell verschiedene Zonen zu unterscheiden (Taf. VI Fig. 1): 1) die vordere, orale oder alveoläre (*AZ*) mit lokomotiver, 2) die mittlere oder körnige (*KZ*) mit nutritiver, und endlich 3) die hintere oder hyaline Zone (*HZ*) mit reproduktiver Funktion.

Die Theilung der *Euglypha* ist von GRUBER<sup>1</sup> im Jahre 1880 entdeckt und beschrieben worden. Auch gelang es ihm denselben Theilungsvorgang, wenn auch unvollständig, bei anderen monothalamen Rhizopoden, wie z. B. *Cyphoderia Ampulla*, *Diffugia*, *Microgromia socialis*<sup>2</sup> zu verfolgen. Dabei erstrecken sich die Beobachtungen GRUBER's hauptsächlich auf das Verhalten des Körpers und die Totalform des Kerns während der Theilung, wogegen die feineren Strukturveränderungen am Kern und Plasma nur theilweise bekannt wurden. Von den mannigfachen und complicirten Veränderungen, die am Kerne auftreten, erwähnt GRUBER<sup>3</sup> nur, dass zu einer gewissen Zeit im Kerne »feine Körnchen oder gewundene Linien auftreten«, worauf »eine deutliche Längsstreifung hervortritt« — nach der die Zweitheilung des Kerns erfolgt.

Ich wende mich nun zur Besprechung meiner Beobachtungen.

<sup>1</sup> A. GRUBER, Der Theilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.

<sup>2</sup> A. GRUBER, Die Theilung der monothalamen Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1881.

<sup>3</sup> A. GRUBER, Theil. b. *Euglypha* etc. l. c. pag. 133—134.



Schreitet die Euglypha zur Theilung, so zieht sie die Pseudopodien ein und man bemerkt an ihrem Plasma eine ziemlich lebhaft rotirende Bewegung. Namentlich tritt dieselbe in der hyalinen Zone hervor, welche auch bald an Volumen zunimmt. In ihr treten zuerst, hierauf im Kern gewisse Differenzirungen und Veränderungen auf, und die Schalenplättchen, welche in diesem Abschnitte eingelagert sind, werden allmählich nach vorn geschoben. Die beiden vorderen Zonen gerathen ebenfalls in eine zur Mündung gerichtete Bewegung und das Plasma der vorderen alveolären Zone beginnt aus der Schalenmündung hervortreten. Die Schalenplättchen, welche bereits in der Schalenmündung angelangt sind, treten mit dem Zellplasma zusammen aus und überdecken dachziegelartig das hervortretende Plasmaklumpchen (Taf. VI Fig. 2). Es tritt immer neues, von Schalenplättchen begleitetes Plasma hervor — die Hervorstülpung wächst stetig (Taf. VI Fig. 3—6), bis sie nach Verlauf von circa einer Stunde die Größe und Gestalt des Mutterthieres erlangt hat (Taf. VI Fig. 7). Dabei werden alle herausgetretenen Schalenplättchen zum Aufbau der neuen Schale verbraucht, welche der Mündung der alten fest anliegt. Der Inhalt dieser neuen Schale besteht ausschließlich aus übergewandertem alveolären Plasma des Mutterthieres, welches hier eine grobmaschigere Struktur als zuvor zeigt; nachdem auf solche Weise die Schale des zukünftigen Tochterindividuums gebildet ist, beginnt auch das Plasma der Körnerzone sammt den aufgenommenen Nahrungskörper und anderen Einschlüssen allmählich und langsam überzufließen (Taf. VI Fig. 7—9), bis es ebenfalls nach etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde vollständig in die neugebildete Schale übergeführt wird; dabei verdichtet sich das alveoläre Plasma und macht dem neu eintretenden körnigen Platz. Zu dieser Zeit verschwindet auch die kontraktile Vacuole, welche später, erst nach vollzogener Theilung, wieder von Neuem in beiden Individuen auftritt. — In der Mutterschale ist auf diese Weise nur das hyaline Plasma sammt dem Kern zurückgeblieben.

Während des eben geschilderten Processes haben die beiden letzteren mannigfache Veränderungen erfahren, und nun erfolgt die Zweitheilung des Kerns (Taf. VI Fig. 10). Der neu entstandene Tochterkern, umgeben von einer Partie des hyalinen Plasma, gleitet langsam durch das körnige in das alveoläre Plasma der Tochterchale hinüber (Taf. VI Fig. 11), bis er das Hinterende derselben erreicht. Der andere Kern (Taf. VI Fig. 12) zieht sich ebenfalls ins Hinterende der Mutterschale zurück. Nachdem so die durch Theilung entstandenen Kerne an den entgegengesetzten Enden der Schalen an-

gelangt sind, beginnt eine starke Strömung zwischen den Plasmakörpern der beiden Individuen zu cirkuliren (Taf. VI Fig. 12 und 13), welche gegen 20 bis 30 Minuten dauert. In Folge dieser Strömung wird das körnige und alveoläre Plasma, welches in die Tochterschale zeitweise übergeführt war, auf beide Individuen in annähernd gleichen Quantitäten vertheilt und zwar so, dass beide ihre normale Lage bekommen.

Nachdem diese Vertheilung des Plasma eingetreten ist, sistirt die Strömung, es entwickeln sich an der Verbindungsstelle der Schalen Pseudopodien (Taf. VI Fig. 13) und die Individuen trennen sich von einander.

Dies ist in kurzen Zügen der Verlauf der ganzen Theilung, welche sich ungefähr in zwei Stunden vollzieht; wir wenden uns nun zur Betrachtung der Veränderungen, die sich während der Theilung am Kerne und Zellplasma abspielen.

Die ersten Veränderungen, die man am Plasma der hyalinen Zone bemerkt, bestehen darin, dass es sich unter Volumzunahme in zwei Schichten sondert (Taf. VI Fig. 2): eine dichtere, stärker lichtbrechende Außenschicht, in der jetzt die feinnetzige Struktur deutlich hervortritt und eine innere, hellere Portion, die den Kern unmittelbar umgiebt. An dieser inneren Schicht ist nichts von einer Netzstruktur zu sehen; sie erscheint flüssig und enthält einzelne feine Hyaloplasmafädchen und äußerst kleine Mikrosomen. Tödtet man das Thier in diesem Stadium ab, so kommen die geschilderten feineren Strukturverhältnisse noch deutlicher zum Vorschein (Taf. VII Fig. 1): behandelt man es darauf mit Färbungsflüssigkeiten, so tingirt sich der Kern ziemlich schwach, wogegen die innere helle Schicht eine dunkle Färbung annimmt: die äußere, feinnetzige Schicht wird ebenfalls gefärbt, jedoch bedeutend schwächer als der Kern. Das Plasma der beiden anderen Zonen bleibt untingirt. Aus diesem Verhalten gegen Färbungsmittel wäre also zu schließen, dass in diesem Stadium die sogenannte chromatische Substanz hauptsächlich auf die helle, den Kern umgebende Cytoplasmaschicht und den Kern beschränkt sei. Eine solche Differenzirung des Cytoplasma in zwei Portionen ist auch von anderen Forschern und an anderen Objekten bereits beobachtet worden. Zuerst bemerkte sie FLEMMING<sup>1</sup> am lebenden Präparate der Epithelzellen von *Salamandra* während des Knäuelstadiums und schloss namentlich durch Anwendung von Fixirungs-

<sup>1</sup> W. FLEMMING, l. c. pag. 206—207.

mitteln, dass diese Erscheinung durch eine stattfindende substantielle Veränderung der Zellsubstanz bedingt sei. Die Erscheinung beschränkt sich aber nicht nur auf thierische Objekte und besonders thierische Eier, wo sie ihren Höhepunkt erreicht, sondern findet sich auch bei pflanzlichen Zellen, wie die Untersuchungen von HEUSER<sup>1</sup> und STRASBURGER<sup>2</sup> an *Spirogyra majuscula* und den Zellen aus dem Wandbeleg des Embryosacks des *Galanthus nivalis* gezeigt haben. Auch bei den Protozoen kommt diese Ansammlung von differenzirtem Cytoplasma um den Kern vor, wie es HERTWIG<sup>3</sup> bei den sich zur Theilung anschickenden Actinosphaeriumkernen beobachtet hat.

Sobald sich diese Differenzirung in zwei Portionen am Cytoplasma der hyalinen Zone einstellt, beginnt der Kern sofort an Größe allmählich zuzunehmen. Gleichzeitig kommt auch eine netzige Struktur zum Vorschein (Taf. VI Fig. 2), welche bei normalen Thieren erst nach Behandlung mit Fixierungsflüssigkeiten sichtbar wurde. Das Netzwerk des Nucleoplasma entsteht nicht momentan, sondern tritt allmählich hervor, indem erst die Knotenpunkte des Netzwerks und dann die einzelnen Hyaloplasmastränge auftauchen. Diese beiden Erscheinungen werden, wie ich vermuthe, durch das Eindringen des Cyto-Chylemas in den Kern bedingt. Fixirt und tingirt man solche Kerne, so erscheinen sie dunkler, dagegen der den Kern umgebende helle Hof blasser gefärbt als zuvor. Die Abnahme des Chromatins der Cytoplasmaschicht wird durch das Auftreten desselben im Kerne ergänzt, welcher Umstand nur dadurch zu Stande kommen kann, dass Chromatin im gelösten Zustande aus dem Cytoplasma in den Kern eintritt und er dem entsprechend sein Volumen vergrößert. Eben so kann auch das Auftreten des Netzwerks im Kerne nur durch das Eindringen von Flüssigkeit erklärt werden. Wie ich schon oben erwähnt habe, erscheint der Kern im gewöhnlichen Zustande homogen, und wir gewahren nichts von der Kernstruktur aus dem Grunde, weil das Brechungsvermögen des Nucleo-Hyaloplasma von dem des Nucleo-Chylema um Geringes oder sogar gar nicht differirt. Wir müssen also dem Kernsaft im normalen Zustande eine ziemlich dickflüssige Konsistenz zuschreiben, was auch von FLEMMING<sup>4</sup> und

---

<sup>1</sup> E. HEUSER, Beobachtungen über Zellkernteilung. Botan. Centralbl. Bd. XVII. Nr. 1—5. 1884. pag. 29 und 120.

<sup>2</sup> E. STRASBURGER, l. c. pag. 514, 525 und 583.

<sup>3</sup> R. HERTWIG, Über die Kernteilung bei Actinosphaerium Eichhorni. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVII. 1884. pag. 500.

<sup>4</sup> W. FLEMMING, l. c. pag. 175.



STRASBURGER<sup>1</sup> behauptet wird. Das Cytoplasma, welches den Kern umgiebt, erscheint im Ruhezustande bedeutend schwächer lichtbrechend, also flüssiger als der Kern, wodurch auch derselbe so scharf hervorsticht. Nun entsteht aber, wie wir eben gesehen haben, zu Anfang der Kerntheilung noch eine Differenzirung im Cytoplasma in zwei Schichten, von denen die innere, dem Kern unmittelbar anliegende, ihrem optischen Verhalten zufolge, eine sehr flüssige Konsistenz besitzen muss. Diese Flüssigkeit dringt in den Kern ein und verursacht eine Verschiedenheit im Brechungsvermögen des Kernsaftes und Kerngerüsts, wodurch auch das Netzwerk des Kerns zum Vorschein gelangt. FLEMMING<sup>2</sup> beobachtete an den rothen Blutzellen der Salamandralarve ebenfalls eine beträchtliche Massenzunahme des Kerns resp. der chromatischen Substanz und sprach die Vermuthung aus, ob hier nicht ein erheblicher Theil der Zellsubstanz in die Kernfigur aufgenommen werde: es blieb aber unentschieden, in welcher Form dies geschehen musste. STRASBURGER<sup>3</sup> verwerthete diesen Fall als Beispiel für die Aufnahme von Zellsubstanz in den Kern und behauptete, dass die aufgenommene Zellsubstanz zum Aufbau der achromatischen Spindel verbraucht werde. Auch an pflanzlichen Objekten, wie z. B. an Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica*, ist es STRASBURGER<sup>4</sup> gelungen, die Größenzunahme des Kerns bei eintretender Theilung nachzuweisen. Ich will es unentschieden lassen, ob im angeführten Falle das Eindringene nur zum Aufbau der Spindelfasern verwendet wird, wie es STRASBURGER<sup>5</sup> behauptet, oder ob es nicht, wie FLEMMING<sup>6</sup> meint, auch am Wachsthum der chromatischen Fäden Antheil nimmt. Für meine Zwecke ist es wichtig, dass der Befund der Kernvergrößerung von diesen beiden Forschern an verschiedenen Objekten gemacht und auf dieselbe Ursache zurückgeführt worden ist. Sie differiren nur in dem, was die eingedrungene Flüssigkeit bewirken soll. Was jedoch unser Objekt anbetrifft, so möchte ich sagen, dass das eingedrungene flüssige Cyto-Chylema vorläufig noch zu keinerlei Bildung verbraucht wird: vor der Hand bedingt es nur die Volumvergrößerung des Kerns und be-

<sup>1</sup> E. STRASBURGER, Die Kontroversen der indirekten Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884. pag. 6 und 41.

<sup>2</sup> W. FLEMMING, l. c. pag. 263.

<sup>3</sup> E. STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. 1880. pag. 330.

<sup>4</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsv. etc. l. c. pag. 481.

<sup>5</sup> E. STRASBURGER, Kontroversen etc. l. c. pag. 49.

<sup>6</sup> W. FLEMMING, l. c. pag. 264.

wirkt das Sichtbarwerden des Netzwerkes. Es ist aber zweifellos, dass es so zu sagen ein Vorrath von Chromatin bildet, welcher später wahrscheinlich zum Wachsthum der chromatischen Fäden verbraucht wird. Tingirt man nämlich solche vergrößerte Kerne, so unterscheiden sie sich von normalen dadurch, dass der Kernsaft dunkler gefärbt als zuvor erscheint: jedoch behält das Netzwerk sein früheres Aussehen und Farbe. Nicht uninteressant ist auch die Erscheinung, welche RABL<sup>1</sup> an den sich zur Theilung anschickenden Epithelzellen von Salamandralarven gemacht hat. Die ersten Veränderungen an diesen Zellen bestehen nach RABL darin, dass der Kern sich vergrößert und die chromatische Substanz sich vermehrt; dabei bemerkte er, dass das Chromatin sich namentlich an der Oberfläche des Kerns, unmittelbar unter der Kernhülle, ansammelt und dass an diesem Orte auch die ersten Knäuelfäden entstehen. Dieser Fall spricht, meiner Ansicht nach, ebenfalls für das Eindringen der Flüssigkeit in den Kern, da derselbe die besprochene Massenzunahme und Vermehrung des Chromatins aufweist. Die eindringende Substanz vertheilt sich nicht sofort gleichmäßig durch den ganzen Kern, sondern wird sich selbstverständlich in peripherischen Schichten in größeren Quantitäten, als in den centralen, ansammeln. Durch diese Ansammlung des Chromatins an der Oberfläche des Kerns wird auch verständlich, dass die Knäuelfäden, welche, wie bekannt, aus chromatischer Substanz aufgebaut werden, an dieser Stelle in reichlicherer Zahl, als in dem Binnenraum des Kerns, auftreten. Einen fernerer Beweis für die Volumvergrößerung des Kerns auf Kosten der eindringenden Zellsubstanz liefert die Beobachtung FLEMMING's<sup>2</sup> an Epithelzellkernen der Salamandralarve. Die durch Theilung entstandenen Tochterkerne nehmen, bevor sie zu einer weiteren Theilung vorschreiten, an Volumen beträchtlich zu und zwar geschieht es während des Überganges des Tochterknäuels zum Gerüstwerk des Ruhezustandes. FLEMMING meint, dass »man für dieses Wachsthum wohl ohne Zweifel an eine Diffusion durch die Kernmembran und an chemische Umsetzungen der eindringenden Substanz appelliren muss. Und zwar kann es nicht bloß Kernsaft sein, was von außen hinzukommt, sondern es müssen Bestandtheile aufgenommen werden, die im Kern eine Umarbeitung zu Chromatin erfahren«.

Es wäre nur noch die Frage zu erörtern, auf welche Weise das

---

<sup>1</sup> C. RABL, Über Zelltheilung. Morph. Jahrb. Bd. X. 1884. pag. 224—225.

<sup>2</sup> W. FLEMMING, l. c. pag. 241.

Eindringen des flüssigen Chylema in den Kern zu Stande kommt, da ja der Kern von einer, wenn auch äußerst dünnen, Kernmembran umschlossen ist. An lebenden Exemplaren sieht man nichts von einer besonderen doppelt kontourirten Kernmembran, sondern man gewahrt bloß, dass der Kern gegen das Cytoplasma abgeschlossen ist; tödtet man aber das Thier ab, so kommt eine sehr feine, jedoch höchst deutliche Hülle zum Vorschein. Noch besser überzeugt man sich davon durch die Isolirung der Kerne, die man zu verschiedenen Zeiten der Kerntheilung anstellen kann. Diese Membran bleibt während des ganzen Kerntheilungsprocesses erhalten, wodurch uns die günstige Möglichkeit geboten wird, das Verhalten des Kerns in toto zu verfolgen.

Die Erhaltung der Kernmembran während der Theilung scheint für die Protozoen allgemein constatirt zu sein, wie die Beobachtungen BÜTSCHLI'S<sup>1</sup>, HERTWIG'S<sup>2</sup>, PFITZNER'S<sup>3</sup> und GRUBER'S<sup>4</sup> gezeigt haben. Bei allen bisher beobachteten, in Theilung begriffenen Protozoenkernen kann man die Membran als eine besondere, äußerst dünne Hülle während des ganzen Processes wahrnehmen. Ihr Vorhandensein lässt sich nicht nur durch die Anwendung von Fixirungsflüssigkeiten, sondern noch besser durch Isolirung der Kerne nachweisen. Die beständige Erhaltung der Kernmembran bei den Protozoen scheint mir von großer Bedeutung für das Verständniss einer Erscheinung zu sein, die bei Gewebezellen anzutreffen ist. Nach den Beobachtungen verschiedener Forscher an den sich theilenden Gewebezellen, soll die Kernmembran während einer gewissen, jedoch nicht für alle Zellen bestimmten Theilungsphase verschwinden resp. nicht mehr wahrnehmbar sein. Da aber die Protozoenkerne, besonders wegen der Möglichkeit der Isolirung, zum Studium der Strukturverhältnisse besser als alle übrigen Zellkerne geeignet sind und sie doch den letzteren gleichwerthig sind, so scheint es nicht unberechtigt, von den bei ihnen gewonnenen Resultaten Rückschlüsse auf die Kerne der Gewebezellen zu entnehmen. Auf diesen Umstand hat schon seiner Zeit BÜTSCHLI<sup>5</sup> hin-

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Studien, etc. I. c. a. v. O.

<sup>2</sup> R. HERTWIG, 1) Über den Bau und Entwicklung der *Spirochona gemmipara*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. 1877. 2) Kernth. b. Actinosph. etc. I. c.

<sup>3</sup> W. PFITZNER, Zur Kenntniss der Kerntheilung bei den Protozoen. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1885. pag. 461.

<sup>4</sup> A. GRUBER, 1) Theil. b. *Euglyph.* etc. I. c. 2) Theil. d. monoth. Rhiz. etc. I. c. 3) Über Kern und Kerntheilung bei den Protozoen. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XL. 1884.

<sup>5</sup> O. BÜTSCHLI, Studien etc. I. c. pag. 188.



gewiesen, indem er aussprach, dass man »nach Analogie der Infusoriennuclei auch an den Spindeln der übrigen Zellkerne eine sie gegen das umgebende Protoplasma scharf abgrenzende, zarte Hülle annehmen müsse«. Diese Vermuthung wurde durch die Versuche PFITZNER's bestätigt. Es gelang diesem nämlich durch Anwendung solcher Reagentien<sup>1</sup> (doppelt chromsaures Kali oder auch MÜLLER'sche Flüssigkeit), die das Achromatin des Kerns fixirten, nachzuweisen, dass der Kern während der ganzen Theilung gegen das Protoplasma vollkommen abgegrenzt ist und dem zufolge als ein abgeschlossenes Gebilde aufzufassen sei. Demnach glaube ich, dass das Nichtsichtbarwerden der Kernmembran uns nicht zum Schlusse berechtigt, dass dieselbe um diese Zeit verschwinden soll. Ich bin sogar geneigt das Gegentheil zu vermuthen, will es aber nicht als eine feste Behauptung aufstellen.

Was die Beschaffenheit der Kernmembran betrifft, so ist es schwer, wegen der äußersten Dünne derselben, zu entscheiden, ob sie aus einer chromatischen oder achromatischen Substanz besteht. Ebenfalls möchte ich es unentschieden lassen, ob die Membran für eine Hautschicht des umgebenden Zellplasmas, also für eine Modifikation seiner Substanz zu halten ist, wie es von STRASBURGER<sup>2</sup> behauptet wird, oder ob sie, wie BÜTSCHLI<sup>3</sup> und PFITZNER<sup>4</sup> meinen, zum Kern zu rechnen sei und aus einer Modifikation des Achromatins (PFITZNER), dem Parachromatin, bestehe. Letztere Vermuthung scheint mir aber aus Gründen, die ich weiter anführen werde, viel wahrscheinlicher; jedoch lässt sich, wegen Mangel an chemischen Kenntnissen über die Natur der Kernmembran nichts Sicheres behaupten, wesshalb ich mich vielmehr einstweilen zu der Ansicht FLEMING's<sup>5</sup> neigen möchte, dass die Kernmembran als eine rein topographische Bezeichnung aufzufassen sei, welche bloß angiebt, dass der Kern durch sie gegen das Zellplasma abgegrenzt wird.

Das Eindringen des Zellplasma durch die Membran in den Kern kann auf zweifache Weise von statten gehen: entweder auf einem osmotischen Wege oder durch Poren, welche in der Kernmembran vorhanden sein müssen. Da ich aber von letzteren keine Spur weder

<sup>1</sup> W. PFITZNER, Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. *Morphol. Jahrb.* Bd. XI. 1885. Sep.-Abdr. p. 17.

<sup>2</sup> E. STRASBURGER, *Kontroversen etc.* I. c. pag. 42.

<sup>3</sup> O. BÜTSCHLI, *Studien etc.* I. c. a. v. O.

<sup>4</sup> W. PFITZNER, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXII. 1883. pag. 681—683.

<sup>5</sup> W. FLEMING, I. c. pag. 170.

an gewöhnlichen, noch an isolirten Kernen wahrnehmen konnte, so glaube ich, dass das Eindringen des Protoplasma, und zwar des flüssigen Cyto-Chylema nur osmotisch erfolgen kann. Isolirt man Kerne in diesem Stadium, so lassen sie sich von dem sie umgebenden Zellplasma ganz ablösen, ohne dass an ihnen irgend ein Theil desselben haften bleibt. Anders verhält es sich bei weiter vorgeschrittenen karyokinetischen Stadien — doch davon weiter unten mehr.

Während das Cyto-Chylema in den Kern eintritt und eine Volumzunahme desselben bewirkt, tritt allmählich die feinere Struktur des Kerns hervor, bis sie endlich ihr definitives Aussehen erreicht. In diesem Falle erscheint sie als ein äußerst feinmaschiges Netzwerk von Nucleo-Hyaloplasma, in dessen Strängen sehr kleine Körnchen eingebettet liegen (Taf. VII Fig. 1). Die kleinen Körnchen stechen dadurch besonders hervor, dass sie den Farbstoff reichlicher als die Hyaloplasmastränge aufspeichern. Letztere erscheinen von verschiedener Länge und Dicke, und anastomosiren reichlich unter einander, wodurch das ausgeprägte Netzwerk oder vielmehr Maschenwerk zu Stande kommt. An den Stellen, wo die Stränge anastomosiren, gewahrt man stärkere Anhäufungen von Hyaloplasma, die zur Bildung der sogenannten Netzknoten führen. In der vorderen Hälfte des Kerns sieht man excentrisch im Netzwerke oder vielmehr in den Maschen des Netzwerkes den Nucleolus liegen. Derselbe erscheint homogen und stark lichtbrechend; an seiner Peripherie bemerkt man eine helle Grenzschicht, welche den Anschein einer Membran bildet. Ich bin jedoch nicht der Meinung, dass diese helle Zone für eine Membran zu halten sei, ich glaube vielmehr, dass wir hier mit einer Interferenzerscheinung zu thun haben, welche durch die gerundete Fläche und die bedeutend stärkere Lichtbrechung des Nucleolus bedingt wird. Von den feineren Bauverhältnissen des Nucleolus vermag ich nichts zu sagen; wenigstens ist mir mit den optischen Hilfsmitteln, die mir zu Gebote standen (ZEISS, Oc. 4, HARTNACK  $\frac{1}{15}$ ", ABBE's Beleuchtungsapparat), weder an lebenden, noch an fixirten Exemplaren gelungen, etwas davon zu sehen.

Behandelt man Kerne in diesem Stadium mit Färbungsmitteln, so erscheinen sie ziemlich blass gefärbt, was auf Chromatinarmuth hindeutet; das Nucleo-Chylema wird tingirt und besitzt eine gleichmäßige blasse Farbe, das es durchsetzende Netzwerk aber erscheint um ein Geringes dunkler und nur der Nucleolus hebt sich durch einen dunklen Farbenton hervor.

### Entstehung der Knäuelform.

Sobald das Netzwerk des Kerns in Folge der eingedrungenen Flüssigkeit zum Vorschein gekommen ist, beginnen an demselben Veränderungen aufzutreten, die zur Ausbildung der ersten karyokinetischen Figur — des sogenannten Knäuels führen. Diese Veränderungen bestehen darin, dass sich das Hyaloplasma und namentlich die Körnchen an einzelnen Knotenpunkten des Netzwerks zu konzentriren beginnen. Der ganze Vorgang hat den Anschein, als ob das Plasma des ganzen Netzwerks bestimmten Knotenpunkten desselben zufließt. Die Folge davon ist, dass das Netzwerk viel grobmaschiger wird, wobei die Knotenpunkte bedeutend dicker als zuvor erscheinen (Taf. VII Fig. 2).

Die einzelnen kleinen Körnchen verschmelzen unter einander und bilden größere Partien von Kernplasma, die von den Färbungsmitteln stärker tingirt werden. Das Kernkörperchen hat ebenfalls an Größe zugenommen, dabei aber seine scharfe Begrenzung verloren und an Lichtbrechung abgenommen. Das Plasma fließt stetig diesen Verbindungsknoten des ehemaligen Netzwerks zu, die immer dicker und größer werden, bis sich einzelne, einander naheliegende Knotenpunkte unter einander vereinigen und auf diese Weise einzelne, unregelmäßig verlaufende, verworrene, dünne Fasern gebildet werden (Taf. VI Fig. 3 und Taf. VII Fig. 3).

Auf diese interessante Erscheinung der Umbildung der Kernstruktur ist zum ersten Male von BÜTSCHLI<sup>1</sup> hingewiesen worden, und zwar an einer Reihe von Infusorien, die sich zur Theilung anschicken. Ich möchte bloß bemerken, dass der Euglyphakern in diesem Stadium den in Theilung begriffenen Infusorienkernen von Paramaecium und Vorticella, die ich gleichfalls zu beobachten Gelegenheit hatte, sehr ähnlich aussieht. Nur gehen bei den Infusorienkernen keine weiteren Veränderungen vor sich, sondern es erfolgt eine Zweitheilung des Kerns auf diesem Stadium. Bei den Euglyphakernen haben wir aber nur ein Anfangsstadium vor uns, welches die Bildung anderer, darauf folgender Phasen ermöglicht.

Auf die eben geschilderte Weise entsteht aus dem Netzwerk die feinfaserige Struktur des Kerns, welche von FLEMMING<sup>2</sup> als die fein-

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, l. c. pag. 69—70. Taf. IX Fig. 6; Taf. XI Fig. 1—2; Taf. XV Fig. 5—6.

<sup>2</sup> W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Th. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880. pag. 195.



faserige, dichte Knäuelform, mit der die Karyokinese anhebt, bezeichnet wird. Ich will diese Bezeichnung beibehalten, obgleich wir in unserem Falle, wie es weiter einleuchten wird, keinen eigentlichen Knäuel in sensu stricto vor uns haben. Die Fasern nehmen bei stetiger Vergrößerung des Kerns bald an Dicke zu und erhalten den Anschein von wellig verlaufenden Fäden, die den Kern regellos durchziehen. Man bemerkt aber jetzt, dass sie sich mehr in der Peripherie, als im Binnenraum des Kerns lagern, was auch RABL<sup>1</sup> bei Salamanderkernen beobachtete. Die Fäden sind nicht in ihrer ganzen Länge gleich dick, sondern man gewahrt an ihnen, in ziemlich gleichen Abständen von einander, einzelne dicker angeschwollene Partien, von denen kleine, sich verästelnde, zarte Fortsätze ausgehen (Taf. VII Fig. 3); einige von diesen Fortsätzen münden frei in den Kernsaft, andere führen zu eben solchen Stellen benachbarter Fäden, mit deren ähnlichen Fortsätzen sie in Verbindung treten. Es ist ziemlich einleuchtend, dass diese Partien nichts Anderes als die ehemaligen Knotenpunkte des Netzwerks sind, zu denen das Hyaloplasma des Netzwerks oder vielmehr die kleinen Körnchen zuströmten: die letzteren sammelten sich vorzugsweise in diesen Stellen an und verschmelzen zu besonderen Scheiben, welche stärker lichtbrechend als die dazwischenliegenden erscheinen und bedeutend mehr tinktionsfähig sind. Diese beiden Eigenschaften kommen auch den Körnchen zu, aus welchem Grunde wir schließen dürfen, dass diese dunklen Scheiben der Fäden durch Verschmelzung einzelner Körnchen entstanden sind. In den helleren Zwischenpartien sieht man jetzt nichts von Körnchen — sie erscheinen homogen und speichern den Farbstoff nicht so begierig als die dunklen Scheiben auf — dennach wären sie von den Hyaloplasmasträngen des Netzwerks abzuleiten. Die zahlreichen Fortsätze, die von den Fäden oder vielmehr von den dichteren Scheiben derselben ausgehen, verleihen den Rändern der Fäden eine unregelmäßige, gezackte Gestalt (Taf. VII Fig. 24). Im weiteren Verlauf werden diese zarten Fortsätze und Verbindungsfäden eingezogen und die Fäden bekommen ein glattrandiges Aussehen. In diesem Stadium heben sich die auf einander folgenden Scheiben der Fäden noch schärfer von einander ab (Taf. VII Fig. 25); ungefärbt erscheinen die einen stärker lichtbrechend, gefärbt dunkler als die anderen.

Diese Struktur war BARANETZKY<sup>2</sup> in den Pollenmutterzellen von

<sup>1</sup> C. RABL, l. c. pag. 225.

<sup>2</sup> J. BARANETZKY, Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeit. 1880. Nr. 17. pag. 293.

*Tradescantia* aufgefallen und ist zuerst von BÜTSCHLI<sup>1</sup> an Kernen des *Pseudovums* der Aphiden und von BALBIANI<sup>2</sup> an Epithelzellen des Ovariums von *Stenobothrus*, die in Theilung begriffen waren, beobachtet worden. Es kann hier keinem Zweifel unterliegen, dass diese differenzirten Scheiben der Fäden mit den bekannten PFITZNER'schen Chromatinkugeln<sup>3</sup> identisch sind. Ich möchte nur bemerken, dass dieselben bei unserem Präparate nicht ganz so erscheinen, wie sie PFITZNER abgebildet hat; sie erinnern vielmehr an den Querbau des Fadens in den ruhenden Kernen der Speicheldrüsen von *Chironomus*larven, wie es BALBIANI<sup>4</sup> beschrieb, oder noch mehr an den Bau der Knäuelfäden von *Fritillaria imperialis*, wie ihn STRASBURGER<sup>5</sup> darstellt.

Unterdessen hat der Nucleolus an Größe und Schärfe abgenommen, auch hat er seine Tinktionsfähigkeit im gewissen Grade eingebüßt; die Veränderungen an ihm gehen ebenfalls nicht momentan vor sich, sondern allmählich während des ganzen Vorgangs, so dass es den Anschein hat, als ob er in der Kernsubstanz oder dem Kernsaft langsam aufgelöst werde. Er erscheint nun als ein matter Fleck und ist nur an fixirten Präparaten mit Deutlichkeit zu sehen (Taf. VII Fig. 4); auch jetzt lässt sich nichts von feineren Strukturverhältnissen an ihm erkennen.

Es dringt immer neues Cytochylema in den sich stetig vergrößernden Kern und die glattrandig gewordenen Fäden geben ihren verworrenen Verlauf auf und beginnen sich in einer bestimmten Lage regelmäßig zu strecken (Taf. VII Fig. 4). Die Richtung, in der sich die Fäden parallel zu einander ordnen, fällt gewöhnlich mit der Längsachse des Thieres zusammen, jedoch ist dies nicht unbedingt nothwendig, da ich Fälle beobachtet habe, wo die Fäden winklig zur Längsachse verliefen. Auch jetzt durchziehen die Fäden nicht gleichmäßig den ganzen Kern, sondern sind im peripherischen Theil

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Studien etc. 1. c. pag. 36—37.

<sup>2</sup> E. BALBIANI, Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Compt. rend. de l'Acad. d. Scienc. T. 83. 1876. pag. 831.

<sup>3</sup> W. PFITZNER, Über den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881. pag. 290.

<sup>4</sup> E. BALBIANI, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus*. Zool. Anz. 1880. Nr. 99 und 100. Sep.-Abdr. pag. 4. Fig. 7.

<sup>5</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorgänge etc. 1. c. pag. 507. Taf. XXVI Fig. 73 b.

desselben in größerer Anzahl vorhanden, als im centralen, der nur von wenigen Fäden durchsetzt wird, worüber man sich bei verschiedenen Einstellungen leicht überzeugen kann. Durchmustert man aufmerksam mit starken Systemen diese Stadien, so gewahrt man, dass die einzelnen chromatischen Fäden durch äußerst dünne Querfädchen unter einander in Verbindung stehen (Taf. VII Fig. 4 und 25). Es ist klar, dass diese Verbindungsfädchen nichts Anderes, als die zarten Fortsätze sind, welche während des früheren Stadiums in reichlicher Zahl aus den dunkeln Partien der Fäden ausliefen und mit ähnlichen Fortsätzen benachbarter Fäden in Verbindung traten. Beim Übergange des gezackten Fadens in einen glattrandigen wurden diese Fortsätze bis auf wenige eingezogen, welche jetzt in der Gestalt von dünnen Verbindungsfädchen zwischen den dunkleren Partien der Fäden erscheinen.

Ich möchte beiläufig bemerken, dass die chromatischen Fäden des Kerns keinen kontinuierlichen Knäuel bilden, was in diesem Stadium besonders deutlich zu sehen ist. Man kann auch in ganz frühen Stadien (Taf. VI Fig. 3, Taf. VII Fig. 3), nämlich wo die Fäden aus dem Netzwerke entstehen, mit Gewissheit sagen, dass kein zusammenhängender Faden, sondern eine größere Anzahl von Fäden gebildet wird. Während des Stadiums, wo die Fäden einen verworrenen Verlauf aufweisen, ist es schwierig, sie einzeln zu verfolgen, jedoch bemerkt man mehrere Enden derselben, was ganz entschieden gegen die Annahme eines kontinuierlichen Knäulfadens spricht. Erst nachdem sie sich in eine parallele Lage zu einander geordnet haben, gewahrt man mit besonderer Deutlichkeit die beiden Enden jedes einzelnen Fadens. Es kann demnach keine Rede sein, dass etwa hier eine Segmentirung des Knäulfadens eintreten sollte, wie es von anderen Forschern für andere Objekte behauptet wird. Ob die Zahl der Fäden für unser Objekt konstant sei, vermag ich nicht zu entscheiden, da wegen der großen Menge der vorhandenen Fadenstücke ein Zählen derselben unmöglich ist.

Nachdem sich die Fäden so in einer Richtung gelagert haben, beginnen sie sich allmählich zu verkürzen und zu verdicken und es entsteht die sogenannte lockere, dicke Knäuelform (Taf. VII Fig. 5). In diesem Stadium treten in den Fäden Knickungen auf, welche immer bedeutender werden, bis die Fäden zu Schleifen umgebogen sind. Diese Knickungen oder Umbiegungen stellen sich meist in der Mitte des Fadens ein, wodurch die Bildung von Schleifen mit gleich langen Schenkeln erfolgt. Jedoch ist dieser Fall



nicht der einzige: an einigen Fäden sieht man diese Umbiegungen auch näher gegen das Ende auftreten, was zur Entstehung von Schleifen mit verschiedenen langen Schenkeln führt. Anfangs sind die Umbiegungen sehr gering und die Schleifen erscheinen stumpfwinkelig; erst allmählich werden sie zu spitzwinkelligen umgebogen, oder vielmehr zu solchen, bei denen die Schenkel nahezu parallel zu einander gerichtet sind. In solchem Falle erhalten die Schleifen eine U- oder J-förmige Gestalt. Die Schleifenschenkel sind in diesem Stadium nicht gerade, sondern besitzen meist einen wellenförmigen Verlauf. Sobald die Fäden zu Schleifen umgebogen werden, verlassen sie ihre periphere Lage und begeben sich in den Centralraum des Kerns, wobei sich die Schleifenwinkel dem Centrum und die Schenkelenden der Peripherie zukehren. Die beigelegte Zeichnung (Taf. VII Fig. 5) stellt den Beginn der Umbiegung der Fäden dar. In diesem Falle bemerkt man ein großes Durcheinander von Fäden und bereits gebildeter Schleifen, auch sind nicht alle Schleifen mit ihren Schleifenwinkeln dem Centrum des Kerns zugekehrt. Nur an lebenden Präparaten lässt sich der Vorgang, den ich eben beschrieben habe, Schritt für Schritt verfolgen. Diese Umbiegung geht ziemlich schnell vor sich, so dass man auf den ersten Blick nur ein Wimmeln der Fäden bemerkt; erst nachdem man einige Übung erlangt hat, diese Veränderungen intra vitam zu beobachten, gelingt es, den wahren Verlauf der Dinge zu erkennen. In diesem Umbiegungsstadium verschwindet auch vollends der Nucleolus, welcher noch zu Anfang des sogenannten lockeren Knäuelstadiums als ein unbedeutender matter Fleck in der peripherischen Schicht des Kerns zu sehen war.

Während der Kern durch die Knäuelform geht, treten auch am Zellplasma, oder vielmehr an der hellen Innenschicht des hyalinen Cytoplasma, die den Kern unmittelbar umgiebt, gewisse Differenzierungen auf. Diese Veränderungen bestehen zunächst darin, dass die feinen hyaloplasmatischen Fädchen, welche gleich nach der Differenzierung der hyalinen Plasmazone in zwei Schichten, in der hellen Innenschicht zu sehen waren, sich jetzt senkrecht zur Peripherie des Kerns anlegen. Auf diese Weise umgeben die feinfaserigen Hyaloplasmafädchen den Kern allseitig strahlenförmig, wodurch die helle Cytoplasmaschicht eine deutlich ausgeprägte radiäre Struktur bekommt (Taf. VI Fig. 4). Isolirt man Kerne in diesem Stadium, so lassen sie sich nicht völlig von dem sie umgebenden Plasma trennen, wie dies in den früheren Stadien der Fall war, son-

dern die strahlenförmig angelegten Hyaloplasmafädchen bleiben fest am Kerne haften. Dieser Umstand spricht sehr für die Annahme, dass die feinfaserigen Fädchen mit der Umhüllung des Kerns im innigen Zusammenhang stehen müssen, denn sonst müssten sie bei der Isolirung vom Kerne sammt dem anderen Plasma abgestreift werden. Dieselbe Erscheinung der strahligen Anordnung der Fädchen ist auch von HEUSER<sup>1</sup> an Kernen von *Fritillaria* im Stadium der Knäuelform beobachtet worden. Auch HEUSER kommt zum Schluss, dass diese Fasern mit der Kernumhüllung im Zusammenhang stehen müssten, und zwar um so mehr, weil »diese Umhüllung im optischen Querschnitt bei scharfer Einstellung niemals als glatte Membran, sondern als aus Reihen unregelmäßiger kleiner Kernechen zusammengesetzt sich zeigt«. — Diese Hyaloplasmafädchen sind sehr mikrosomenarm und werden aus dem Grunde von den Färbungsflüssigkeiten nur schwach tingirt. Überhaupt hat die ganze Schicht ihre Tinktionsfähigkeit im gewissen Grade eingeübt, wogegen der Kern jetzt viel stärker als zuvor gefärbt wird.

Das feste Anheften der Fädchen, könnte man dadurch erklären, dass sie jetzt in den Innenraum des Kerns durch die Membran hineinwachsen. Dabei könne das Eindringen der Fädchen nur durch Poren erfolgen, welche in der Kernmembran vorhanden sein mussten. Einige Forscher, wie z. B. LOOS<sup>2</sup>, R. HERTWIG<sup>3</sup>, STRASBURGER<sup>4</sup> und HEUSER<sup>5</sup> glauben, an thierischen wie an pflanzlichen Objekten gesehen zu haben, dass die Kernmembran von zahlreichen feinen Poren durchlöchert wird. An unserem Objekte aber konnte ich, wie bereits erwähnt wurde, nichts von solchen Poren wahrnehmen. Man könnte sagen, dass dieselben wegen der ungemeinen Kleinheit ihres Durchmessers und der äußersten Dünne der Kernmembran leicht übersehen werden können, und dass sie nichtsdestoweniger doch existiren. Diese Annahme würde aber zu einer weiteren Vermuthung führen. Da ich im Innenraum des Kerns während dieses Stadiums nie Fädchen gesehen habe, die von der Membran entspringen, so müsste man annehmen, dass sie sofort nach ihrem Eindrin-

<sup>1</sup> E. HEUSER, l. c. pag. 120.

<sup>2</sup> P. LOOS, Über die Eiweißdrüsen im Eileiter der Amphibien und Vögel (Dissert.). 1881. pag. 13.

<sup>3</sup> R. HERTWIG, Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876. pag. 77.

<sup>4</sup> E. STRASBURGER, Kontroversen etc. l. c. pag. 5.

<sup>5</sup> E. HEUSER, l. c. pag. 124.

gen in den Kern, daselbst umgebildet werden — eine Vermuthung, die mir doch sehr zweifelhaft zu sein scheint. Eher wäre wohl die strahlige Anordnung der Cytoplasmafädchen dadurch zu erklären, dass die ganze Erscheinung durch das Eindringen des flüssigen Cyto-Chylema in den Kern bedingt wird und dass die Strahlenbildung so zu sagen nur einen optischen Ausdruck des stattfindenden Processes darstellt. Das Anheften der Fädchen an die Membran kann dadurch bedingt werden, dass die Kernmembran wegen des vorgehenden Wachstums und des stetigen Durchtretens von Flüssigkeit weicher als in vorhergehenden Stadien geworden ist.

### Entstehung der Sonnenform.

Wir haben also gesehen, dass am Ende des lockeren Knäuelstadiums die verkürzten und verdickten chromatischen Fäden zu Schleifen umgebogen werden, welche mit den Schleifenwinkeln vorgehend in den Innenraum des Kerns sich begaben. Der Process geht auf die geschilderte Weise weiter vor sich, bis endlich alle Fäden zu Schleifen umgebogen sind. Sie begeben sich zum Centrum des Kerns, erreichen jedoch dasselbe nicht, sondern bleiben in einer gewissen Entfernung von ihm stehen. Dabei sind sämtliche Schleifenwinkel dem Centrum und die Schleifenschenkel der Peripherie des Kerns zugekehrt (Taf. VI Fig. 4, Taf. VII Fig. 6). Es kommt demnach eine Kernfigur zur Ausbildung, die aus Schleifen aufgebaut ist, deren Schenkel radiär nach allen Richtungen ausstrahlen. Der Innenraum des Kerns ist frei von Schleifen und bildet eine mit dem Kern concentrische Kugel, deren Peripherie so zu sagen den geometrischen Ort der Ansatzstellen der Schleifenwinkel darstellt. Diese Kernfigur kommt konstant bei allen von mir beobachteten Kerntheilungen der Euglypha vor, und bildet ein Übergangsstadium von der sogenannten Knäuelform zur Sternform. Zum Unterschied von der Sternform möchte ich diese Kerntheilungsfigur, wegen ihrer gleichmäßigen radiären Gestalt, als die »Sonnenform«, oder analog der FLEMMING'schen Nomenclatur als »Helios« bezeichnen.

Auch bei anderen Forschern kann man einen Hinweis auf die Existenz solch' einer Kerntheilungsfigur finden. So sagt z. B. RETZIUS<sup>1</sup> bei der Schilderung von Theilungsvorgängen der Epithelzellen der

<sup>1</sup> G. RETZIUS, Studien über die Zellentheilung. Biolog. Untersuch. Herausgegeben von G. RETZIUS. 1881. pag. 116.



Tritonlarve: »Die Fadenschleifen nehmen entweder eine einfache flache Sternform oder, wenn der Raum es zulässt, eine nach allen Richtungen ausstrahlende an.« PFITZNER<sup>1</sup> beobachtete diese Form in den Ektodermzellen von Hydra und bezeichnete sie, ohne sie eingehender zu schildern, als die Medusenform (?), welche »wohl eine Modifikation der Sternform ist, die mit der Entstehung aus der Knäuelform zusammenhängt«. PFITZNER behauptet weiter, genau dieselbe Figur auch bei Salamandra gelegentlich gesehen zu haben. Die von RETZIUS (Taf. XII Fig. 14) und PFITZNER (Taf. XXV Fig. 19) beigelegten Zeichnungen verbreiten auch nicht mehr Licht über die Gestalt dieser Kerntheilungsfigur.

Während die Sonnenform zur Ausbildung gelangt, haben sich noch nicht sämtliche Schleifen in den Innenraum des Kerns begeben: viele von ihnen nehmen noch eine peripherische Lage ein und wandern erst später dem Centrum zu. Die neu ankommenden Schleifen schieben sich zwischen die bereits nach innen gerückten ein und der innere von Kernsaft erfüllte Hohlraum des Kerns nimmt an Größe ab (Taf. VII Fig. 7); auch die letzteren folgen im gewissen Grade dieser Bewegung, erreichen aber nie das Centrum, so dass ein Hohlraum immer erhalten bleibt.

Zu dieser Zeit treten wieder gewisse Veränderungen am Zellplasma auf. Bis zu diesem Stadium umgab das helle Cytoplasma den Kern wie ein konzentrischer Hof. Die radiäre Struktur, die während den späteren Knäuelstadien und noch zu Anfang der Sonnenform zu sehen war, geht jetzt verloren. Das den Kern unmittelbar umgebende Cytoplasma geräth in eine ziemlich langsame Bewegung und beginnt zu zwei entgegengesetzten Stellen des Kerns hin zu fließen, wo es sich in einer kleinen Anhäufung konzentriert. Während dessen giebt der Kern seine kugelige Gestalt auf und macht Bewegungen (Taf. VI Fig. 5), die an die charakteristischen Bewegungen der Amöben, welche stumpfe Pseudopodien bilden, erinnern. Von nun an erleidet der Kern sehr interessante Gestaltsveränderungen, die mit den inneren Strukturverhältnissen resp. der Schleifenanordnung in inniger Beziehung stehen.

Bevor ich mich aber zur Schilderung dieser Veränderungen wende, möchte ich noch kurz die Ausdrücke, deren ich mich bedienen werde, erläutern — und dies um so mehr, da zur Jetztzeit in der für die Kerntheilungsvorgänge üblichen Nomenclatur eine Syno-

<sup>1</sup> W. PFITZNER, Beiträge etc. I. c. pag. 627.

nymie herrscht. Als Theilungspole bezeichne ich die Stellen, von welchen die achromatischen Fasern der Kernspindel in den Kern ausgehen; als Theilungsachse die Linie, welche die Theilungspole verbindet; als Äquatorialebene die Ebene, welche durch den Mittelpunkt der Theilungsachse, senkrecht zu derselben, geht und schließlich als Äquatorialachsen die Linien, welche in der Äquatorialebene liegen und durch das Centrum derselben gehen.

### Entstehung der Sternform.

Sobald sich das Plasma an den zwei entgegengesetzten Stellen des Kerns, den zukünftigen Theilungspolen, angesammelt hat, nimmt auch der Kern seine frühere kugelige Gestalt wieder an. Jedoch währt dies nicht lange, denn bald stellt sich eine Abplattung des Kerns an den Theilungspolen ein (Taf. VII Fig. 8), die mehr und mehr zunimmt, bis er die Gestalt eines abgeplatteten Rotationsellipsoids hat (Taf. VI Fig. 6, Taf. VII Fig. 9), wobei die Theilungsachse die Rotationsachse bildet. Hand in Hand mit diesem Prozesse geht die Verschiebung der Schleifen, welche sämmtlich in der Äquatorialebene angeordnet werden, wodurch die Sonnenform zu einer zweistrahligten Sternform umgebildet wird. Jetzt hört die Größenzunahme des Kerns auf, und sein Volumen bleibt von nun an während aller folgenden Stadien bis zum Abschluss der Theilung, so weit festzustellen, konstant (siehe Anhang pag. 252). Diese Gestaltsveränderungen des Kerns lassen sich an unserem Objekte aus dem Grunde so gut wahrnehmen, weil die Kernmembran, wie ich erwähnt habe, während des ganzen Theilungsprocesses erhalten bleibt. PFITZNER<sup>1</sup> beobachtete dieselbe Erscheinung an den sich theilenden Kernen der Opalina, bei welchen, wie bei allen bis jetzt untersuchten Protozoenkernen, die Membran während des ganzen Verlaufs der Theilung wahrzunehmen ist. Aus seinen Figuren (Taf XXVI Fig. 19, 20, 21) ist zu ersehen, dass die ellipsoidale Gestalt des Kerns aus der kugeligen unmittelbar entsteht. Ähnliche Gestaltsveränderungen sind auch an in Theilung begriffenen Kernen von *Actinosphaerium* Eichhorni von GRUBER<sup>2</sup> und HERTWIG<sup>3</sup> beobachtet worden. Von anderen Forschern konnten selbstverständlich

<sup>1</sup> W. PFITZNER, *Kernth. bei den Protoz. etc.* I. c. pag. 461.

<sup>2</sup> A. GRUBER, *Über Theilungsvorgänge bei einigen Protozoen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883. Taf. XIX. Fig. 4a—i.

<sup>3</sup> R. HERTWIG, *Kernth. b. Actinosph. etc.* I. c. pag. 503.

diese Veränderungen in aller Schärfe nicht konstatiert werden, weil an allen anderen Objekten die Kernmembran um diese Zeit nicht zu sehen ist; jedoch muss auch da eine Formveränderung eintreten, da z. B. die Anfangsform des Muttersterns von RABL<sup>1</sup> dadurch charakterisirt wird, dass die Totalform des ruhenden Kerns aufgegeben wird und derselbe eine andere, neue Form annimmt.

Bei der geschilderten Entstehung der Sternform fällt die Theilungsachse des Kerns nicht immer mit der Längsachse des Thieres zusammen, sondern kann sich winklig zu derselben stellen (Taf. VI Fig. 6). Diese Unregelmäßigkeit in der Lage der Theilungsachse ist sehr verständlich, wenn man nur bedenkt, dass das Cytoplasma an beliebigen, jedoch immer einander entgegengesetzten Stellen der Peripherie des Kerns sich ansammeln und dadurch die verschiedene Anlage der Theilungspole bedingen kann. In diesen Fällen verbleibt aber die Theilungsachse nicht in der ursprünglichen Lage, sondern der ganze Kern, sammt dem anheftenden Plasma geräth in eine langsame Bewegung, welche so lange fort dauert, bis die Theilungsachse in die Richtung der Längsachse zu liegen kommt (Taf. VI Fig. 7).

Während der kugelige Kern zum Rotationsellipsoid sich abplattet, werden auch die Schleifen, wie wir gesehen haben, aus der Lage, die sie in der Sonnenform besaßen, in eine andere, neue gebracht, wodurch die Bildung der Sternform bewirkt wird. Die Schleifen ordnen sich jetzt dermaßen, dass ihre Winkel in der Äquatorialebene und zwar zu beiden Seiten derselben zu liegen kommen, wogegen ihre Schenkel nach den beiden Polen zugekehrt werden (Taf. VI Fig. 6, Taf. VII Fig. 9). Die Ansatzpunkte sämtlicher Schleifenwinkel beschränken sich jetzt auf die Äquatorialebene und befinden sich alle in einer gewissen, gleichen Entfernung vom Centrum derselben, so dass in diesem Falle der geometrische Ort der Ansatzstellen der Schleifenwinkel durch eine mit dem Äquator konzentrische Kreislinie dargestellt wird. Die Schleifenschenkel nehmen aber verschiedene Lagen an, und zwar sind sie nach zwei Typen angeordnet, die jedoch nicht scharf von einander zu trennen sind, da sie allmählich in einander übergeben. Einige von diesen Schleifen liegen fast in ihrer ganzen Länge in der Äquatorialebene und richten nur die Enden der Schenkel unbedeutend empor, wobei sie dieselben den Theilungspolen zukehren; andere dagegen stehen unter einem mehr oder weniger spitzen Winkel zur Äquatorialebene

<sup>1</sup> C. RABL, l. c. pag. 253.

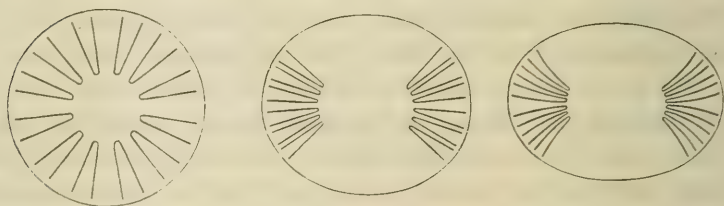


geneigt und sind ebenfalls mit den freien Enden den Theilungspolen zugekehrt; dabei verlaufen ihre Schenkel nicht gerade, sondern sind, gemäß der Peripherie des Ellipsoids, bogenförmig gekrümmt und mit der konkaven Seite der Theilungsachse zugewendet. Diese Anordnung der Schleifen wird begreiflich, wenn man sich nur den Process der Abplattung vergegenwärtigt.

Auf dem beigefügten Holzschnitte habe ich versucht, die Verschiebung der Schleifen, die bei der Abplattung des Kerns stattfindet, schematisch zu entwerfen. Dabei habe ich selbstverständlich nur die Schleifen, die in einer Ebene liegen, berücksichtigt und ihre Zahl, der Klarheit wegen, reducirt.

Während des Endstadiums der Sonnenform sind sämtliche Schleifen um den inneren kugeligen Hohlraum radiär zur Peripherie der Kerns angeordnet (Fig. 1); denkt man sich jetzt die Theilungsachse und Äquatorialebene durch den Kern gelegt, so fallen einige

Fig. 1—3.



Schleifen in die Äquatorialebene, andere dagegen stehen winkelig (von  $0^\circ$  bis  $90^\circ$ ) zu derselben. Wird nun die Kugelform an den Theilungspolen abgeflacht, so bleiben die äquatorial gelegenen Schleifen in ihrer Lage unverändert, wogegen die winkelig gelegenen mit ihren Schleifenwinkeln in die Äquatorialebene gebracht werden (Fig. 2). Außerdem tritt bei der Abplattung eine Vergrößerung der Äquatorialebene ein, der innere Hohlraum wird zum Kreise, der ebenfalls im Durchmesser zunimmt und die Schleifen werden somit centrifugal zur Peripherie geschoben, wobei ihre Enden wegen Mangel an Raum umgebogen werden (Fig. 3); es ist klar, dass die Schleifenschenkel um so mehr gekrümmt werden, je größer der Abstand derselben von der Äquatorialebene ist. Im optischen Querschnitte bekommen wir ein Bild, wie es auf der Taf. VI Fig. 6 und Taf. VII Fig. 9 wiedergegeben ist. Man sieht nur den vollen Verlauf derjenigen Schleifen, welche parallel dem Objektträger liegen.

alle anderen erscheinen mehr oder weniger in der Projektion. Jedoch fällt es nicht schwer, durch verschiedene Einstellung des Tubus und Drehung des Objektes, sich von ihrer wirklichen Anordnung zu überzeugen.

Das Stadium, welches ich eben beschrieben habe, ist als die Anfangsphase der Sternform zu bezeichnen. Zur vollen Ausbildung kommt die Sternform erst mit dem Auftreten der achromatischen Kernspindel (Taf. VI Fig. 7, Taf. VII Fig. 10), deren Fasern, wie wir sehen werden, einen richtenden Einfluss auf die Schleifen ausüben und denselben eine bedeutend regelmäßigere Anordnung verleihen. Bevor noch die Abplattung des kugeligen Kerns stattfindet, sah man das Cytoplasma an zwei beliebigen entgegengesetzten Stellen, den zukünftigen Polen, sich anhäufen. Kurze Zeit darauf beginnt die Abplattung und man bemerkt gleichzeitig, dass die Kernwandung an diesen beiden Stellen in den Kern sich etwas einstülpt, wodurch zwei kleine Dellen gebildet werden. Auf dem Grunde dieser Dellen gewahrt man einen kleinen homogenen Höcker, dessen Umrisse, dank der starken Lichtbrechung, deutlich hervortreten. Besonders scharf treten sie bei abgetödteten Thieren hervor, und erscheinen als mattglänzende, gut begrenzte, ellipsoidale Körper, die von Färbungsmitteln nicht im mindesten tingirt werden.

Diese Körper sind nichts Anderes, als die von VAN BENEDEN<sup>1</sup> an Dicyemiden-Eiern entdeckten Polkörperchen. Sie treten, wie bekannt, besonders deutlich in thierischen Eizellen auf, wie die eingehenden Untersuchungen von VAN BENEDEN<sup>2</sup>, FOL<sup>3</sup> und CARNOY<sup>4</sup> gezeigt haben. Auch gelang es FLEMMING und STRASBURGER, sie in thierischen und pflanzlichen Gewebezellen aufzufinden. In den Salamandrakernen sind die Polkörperchen an Dimensionen so gering, dass FLEMMING<sup>5</sup> nicht sicher entscheiden konnte, »ob sie eine glatte Oberfläche und Abgrenzung besitzen, oder ob sie bloß der Ausdruck des

<sup>1</sup> E. VAN BENEDEN, Recherches sur les Dicyémides: Bull. Acad. roy. de Belgique. 1876.

<sup>2</sup> E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883. pag. 331.

<sup>3</sup> H. FOL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Genève 1879. pag. 184 u. a. a. O.

<sup>4</sup> J. CARNOY, La cytodiérèse de l'oeuf. Revue »la Cellule«. T. II. fasc. 1. 1886 a. v. O.

<sup>5</sup> W. FLEMMING, Zellsubstanz etc. l. c. pag. 230; auch Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Th. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XX. 1881. pag. 48—50.

Zusammentreffens der Spindelfäden in einem Punkte sind«. In der weiteren Darstellung wird jedoch die letzte Vermuthung von FLEMMING bezweifelt. Bei pflanzlichen Objekten sind, nach STRASBURGER<sup>1</sup>, die Polkörperchen selten wahrzunehmen, sie erscheinen nur bei sehr scharfem Aufeinanderstoßen der Spindelfasern und bilden demnach, seiner Auffassung nach, nur einen Ausdruck der verschmolzenen Enden der Spindelfasern. An unserem Objekte zeichnen sich die Polkörperchen durch ihre Größe besonders aus, wodurch uns auch die Möglichkeit geboten wird, ihre Form, Entstehung und Verhalten zu den achromatischen Spindelfasern zu verfolgen. Was zunächst ihre Gestalt anbetrifft, so werden wir sehen, dass dieselbe, gleichwie die des Kerns, nicht konstant bleibt, sondern während den folgenden Processen gewissen Veränderungen unterworfen ist. Bei der Entstehung sind die Polkörperchen fast scheibenförmig und liegen in der Tiefe der Delle (Taf. VI Fig. 6, Taf. VII Fig. 9); erst allmählich, wenn sie an Größe zunehmen, erscheinen sie höckerförmig und besitzen eine konische oder vielmehr eine parabolische Gestalt (Taf. VI Fig. 7, Taf. VII Fig. 10). Dabei ist auch die Delle tiefer geworden und das Polkörperchen ragt aus derselben in der Form eines Höckers hervor (Taf. VII Fig. 26 a, b). Verfolgt man aufmerksam seine Entstehung, so kann man die Vermuthung aussprechen, dass es, wenn auch theilweise, aus dem sich differenzirenden Cytoplasma gebildet wird.

Zu der Zeit, wann das Polkörperchen zur Ausbildung gelangt, lässt sich auch eine andere Erscheinung am angehäuften Cytoplasma wahrnehmen — es tritt daselbst eine Strahlung auf. Diese Strahlen bemerkt man sogar noch vor der Bildung des Polkörperchen: sie erscheinen in der Form von Cytoplasmafädchen, in denen reichlich ziemlich große Mikrosomen eingebettet liegen. Sie begeben sich konvergierend in die jüngst gebildete Delle und stoßen in dem im Werden begriffenen Polkörperchen zusammen. In dem Maße wie das Polkörperchen wächst, ordnen sich auch diese Cytoplasmafädchen allseitig radiär zu seiner Oberfläche und geben das Bild eines Strahlensystems, welches zu dieser Zeit im angehäuften Cytoplasma an den beiden Polen des Kerns mit Deutlichkeit zu sehen ist. Nachdem das Polkörperchen seine definitive Größe und Gestalt erreicht hat, sind diese Strahlensysteme nicht mehr so deutlich zu sehen, was damit zusammenhängen mag, dass ihr Gehalt an Mikrosomen

<sup>1</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. 1. c. pag. 486.



beträchtlich abgenommen hat: jedoch lassen sie sich in der Gestalt von äußerst feinen Cyto-Hyaloplasmafädchen sogar bis ins Anfangsstadium der Tochterkerne verfolgen (Taf. VI Fig. 10).

Wie bekannt, erhalten diese Strahlensysteme, eben so wie die Polkörperchen, ihren höchsten Grad der Ausbildung bei den thierischen Eizellen, wie es FOL, VAN BENEDEN und Andere beschrieben haben. Auch gelang es verschiedenen Forschern die Anwesenheit derselben bei anderen Objekten zu verfolgen, so z. B. FLEMMING<sup>1</sup>, STRASBURGER<sup>2</sup> und RABL<sup>3</sup> an Salamandrakernen und STRASBURGER<sup>4</sup> an pflanzlichen Objekten, namentlich an Kernen im Wandbeleg des Embryosackes von *Hyacinthus orientalis*, bei welchem sie besonders gut ausgebildet erscheinen (vgl. Taf. XXVII Fig. 143). Alle diese Forscher stimmen bez. der cytoplasmatischen Natur der Polstrahlen überein.

Beiläufig möchte ich darauf aufmerksam machen, dass das Polkörperchen nur dann eine beträchtliche Größe erreicht, wenn die Polstrahlen gut ausgebildet sind, wie es z. B. bei den thierischen Eizellen der Fall ist, dass aber im entgegengesetzten Falle, z. B. bei Salamandrakernen, das Polkörperchen sehr unansehnlich ist. Wir sehen also, dass die Größe des Polkörperchens im gewissen Verhältnisse zu den vorhandenen Polstrahlen steht; beachtet man noch außerdem, dass die Polstrahlen zu Anfang der Bildung des Polkörperchens viel mikrosomenreicher, als später sind, so glaube ich schließen zu dürfen, dass das Polkörperchen aus den Polstrahlen und zwar durch Verschmelzung der in ihnen enthaltenen, stärker lichtbrechenden Cyto-Mikrosomen gebildet wird.

Einen sehr interessanten Fall bietet nach den Beobachtungen HERTWIG's<sup>5</sup> das Verhalten der Kerne bei der Heliozoë *Actinosphaerium eichhorni*. Das Cytoplasma, welches kurz vor der beginnenden Theilung des Kerns sich um denselben angesammelt hat, zeigt in den späteren Stadien eine deutliche polare Anordnung, indem es sich an zwei entgegengesetzten Enden des Kerns anhäuft und zwei kegelförmige Aufsätze — die sogenannten Protoplasmakegel bildet. An isolirten Kernen (Taf. IX Fig. 35 und 36) kann man sehen, dass sie der Kernmembran fest anheften und aus einzelnen Fädchen zu-

<sup>1</sup> W. FLEMMING, Zellsubstanz etc. I. c. pag. 224.

<sup>2</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. I. c. pag. 559.

<sup>3</sup> C. RABL, I. c. pag. 259.

<sup>4</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. I. c. pag. 517.

<sup>5</sup> R. HERTWIG, Kernth. b. Actinosph. etc. I. c. pag. 500—504.

sammengesetzt sind; dabei konvergieren dieselben nicht, sondern divergieren zu den Kernpolen, da ja der Kern bei *Actinosphaerium* an den Polen abgeplattet ist. Unmittelbar an der Stelle, wo die Proto-plasmakegel dem Kerne ansitzen, bemerkt man eine homogene Partie (die den Polkörperchen der *Euglypha* gleichzusetzen wären), welche HERTWIG als Polplatten bezeichnet und vom Kerne ableitet.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Strahlensysteme und des Polkörperchens treten im Kern die achromatischen Spindelfasern auf. Sie erscheinen bei ihrer Entstehung als sehr zarte, hyaline Fasern (Taf. VI Fig. 6, Taf. VII Fig. 9), die strahlenförmig von der Tiefe der Delle direkt an der Peripherie des Polkörperchens entspringen (Taf. VII Fig. 26a, b) und in der Richtung zur Äquatorialebene des Kerns divergieren. Anfangs sind sie sehr zart und unansehnlich, nehmen jedoch aber bald an Dicke zu und begeben sich immer weiter in den Kern, bis sie in der Äquatorialebene auf einander stoßen und mit ihren Enden verschmelzen (Taf. VI Fig. 7, Taf. VII Fig. 10). Ich konnte die Vereinigung der achromatischen Spindelfasern unter einander in diesem Stadium nicht direkt beobachten, da sie innerhalb der chromatischen Schleifen verlaufen und folglich von den letzteren verdeckt werden. Für diese Annahme liegen aber, wie ich glaube, folgende Gründe vor: im späteren Stadium, nämlich beim Auseinanderweichen der Schleifen (Taf. VII Fig. 15), gewahrt man, dass die achromatischen Spindelfasern kontinuierlich von Pol zu Pol verlaufen, wodurch der Beweis geliefert wird, dass jetzt die Kernspindel im Äquator nicht unterbrochen ist, was auch von den übrigen Forschern angenommen wird. Da aber die Spindelfasern bei ihrer Entstehung von den Polen ausgehen, so müssen wir annehmen, dass die kontinuierliche Kernspindel durch die Vereinigung der freien Fadenenden gebildet wird. Die Spindelfasern erscheinen homogen, ziemlich stark lichtbrechend und werden von keinem der versuchten Farbstoffe, eben so wie das Polkörperchen, tingiert. Zu Anfang ihres Auftretens verlaufen sie als lose Fäden und begeben sich zu den Ansatzpunkten der chromatischen Schleifen im Äquator, auf die sie später einen gewissen richtenden Einfluss ausüben und sie zu einer regelmäßigen Anordnung bringen. Auf diese Weise kommt also die achromatische Spindel im Kerne zur Ausbildung; der ganze Proceß lässt sich am lebenden Objekt verfolgen und nimmt, vom ersten Auftreten der Polstrahlen bis zur definitiven Bildung der Kernspindel ungefähr 10 bis 15 Minuten in Anspruch.

Es wäre jetzt noch die schwierige Frage, welche den Haupt-

punkt der Kontroversen der Kerntheilung bildet, zu erörtern, woher diese Spindelfasern kommen. Bevor ich aber meine Vermuthung bezüglich der Herkunft derselben ausspreche, halte ich es für angemessen, auf die betreffende Litteratur kurz einzugehen.

Wie bekannt, herrschen zur Zeit zweierlei Auffassungen, welche einander ziemlich schroff gegenüber stehen und von den beiden hervorragendsten Forschern der Kerntheilung, FLEMMING und STRASBURGER, vertreten werden. Nach der Anschauung von FLEMMING, RABL, PRITZNER und Anderer ist die achromatische Figur aus dem Kerne herzuleiten, was auch schon der erste genauere Erforscher der Karyokinese thierischer Zellen, BÜTSCHLI mit guten Gründen vertrat. FLEMMING<sup>1</sup> behauptet nach seinen Beobachtungen an Salamandrakernen, dass die achromatischen Fäden aus den geformten Theilen des ruhenden Kerns stammen und zwar entstehen sie aus den blassen Strängen, die man zwischen den chromatischen Fäden während des Knäuelstadiums sehen kann. Ihre radiäre Anordnung zu den Polen wird durch »eine Attraktion oder doch irgend wie richtende Kraft von Seiten der Pole« erklärt. In einem direkten, unvermittelten Widerspruche mit dieser Anschauungsweise steht die Auffassung STRASBURGER's, welcher den Ursprung der Spindelfasern in das Cytoplasma verlegt. STRASBURGER behauptet, dass es ihm gelungen sei, die Entstehung der Spindelfasern aus eingedrungenem Cytoplasma an pflanzlichen Objekten mit voller Bestimmtheit nachzuweisen. So soll bei den Kernen der Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica*<sup>2</sup> am Schlusse des Knäuelstadiums die Kernwandung schwinden und das Cytoplasma, welches den Kern unmittelbar umgiebt, in die Kernhöhle eindringen. Darauf sondert sich das eingedrungene Cytoplasma in longitudinale Streifen, welche nichts Anderes, als die sich differenzirenden Spindelfasern sind. Bei den Kernen aus dem Wandbeleg des Embryosacks von *Galanthus nivalis*<sup>3</sup> verläuft die Sache etwas anders. Da bemerkt man, bevor noch die Kernwandung geschwunden ist, dass das Cytoplasma an zwei entgegengesetzten Enden des Kerns sich hückerförmig ansammelt. Der Kern ist somit in eine spindelförmige Protoplasma-masse eingeschlossen, die eine deutliche Längsstreifung besitzt. Durch den Vergleich mit den darauffolgenden Stadien gelang es STRASBUR-

<sup>1</sup> W. FLEMMING, Zellsubstanz etc. l. c. pag. 226 ff.

<sup>2</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. l. c. pag. 484; auch Kontroversen etc. l. c. pag. 29, 30 und 48.

<sup>3</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. l. c. pag. 514; auch Kontroversen etc. l. c. pag. 22, 23 und 48.



GER, zu konstatiren, dass die Längsachse der Protoplasmaspindel, eben so wie ihre Streifung, mit der Richtung der zukünftigen Kernspindel zusammenfallen. Obgleich STRASBURGER nicht gerade behaupten will, dass diese Streifen den späteren Spindelfasern entsprechen sollen, sehen sie doch wie die letzteren aus und sind aus gleicher Substanz gebildet. Die Kernspindel entsteht erst später und angeblich wieder aus eingedrungenem Cytoplasma. Bei Salamandrakernen beobachtete STRASBURGER<sup>1</sup> ebenfalls das Schwinden der Kernmembran und die streifige Struktur des eingetretenen Cytoplasma, aus denen die Spindelfasern gebildet werden sollen. STRASBURGER<sup>2</sup> stimmt vollkommen mit FLEMMING überein, dass für dieses Objekt gar nicht nothwendig anzunehmen sei, dass die Spindelfasern von den Polen aus in den Kernraum hineinwachsen sollen, will es aber dahingestellt sein lassen, ob nicht das Cytoplasma in manchen Fällen diesen Weg doch einschlägt. Dieses ist nämlich bei den Spirogyrakernen<sup>3</sup> der Fall, wie es sich aus Beobachtungen, die STRASBURGER an lebenden Objekten anstellte, erwiesen hat. Bei den flachkernigen Spirogyren sammelt sich an den beiden Polen des Zellkerns noch während der Anfangsstadien Cytoplasma an und differenzirt sich in Stränge, die parallel mit einander verlaufend, senkrecht gegen die abgeflachten Pole gerichtet sind. Bald treten diese Cytoplasmastränge durch die Kernwandung, die noch erhalten ist, in den Kern ein und bilden die Kernspindel, welche eine cylinderförmige Gestalt besitzt. Bei rundkernigen Spirogyren (*Spirogyra nitida*) lässt sich, nach STRASBURGER's Meinung, das Eindringen der Cytoplasmastränge in den Kern durch die Kernwandung noch besser konstatiren. Man sieht nämlich, dass die achromatischen Fasern die Kernwandung an den Polen durchsetzen und kontinuierlich in die außerhalb dieser Wandung befindlichen Cytoplasmafasern übergehen. Dabei »erscheint die Kernwandung an den Polen wie ein Sieb und im optischen Durchschnitte wie eine Reihe durch die Spindelfasern getrennter Punkte«. Somit scheint also der Beweis geliefert, dass die achromatischen Fasern aus eingedrungenen Cytoplasmafasern abzuleiten sind.

Zuerst vermuthete ich, dass die Entstehung der achromatischen Spindelfasern bei den Euglyphakernen diesem eben geschilderten Falle unmittelbar anzuschließen wäre und zwar aus folgenden Grün-

<sup>1</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. I. c. pag. 540—541.

<sup>2</sup> E. STRASBURGER, Kontroversen etc. I. c. pag. 45.

<sup>3</sup> E. STRASBURGER, Zellbildung etc. I. c. pag. 173—175; auch über Theilungsvorg. etc. I. c. pag. 524—525 und Kontroversen etc. I. c. pag. 50—52.

den: Ich habe schon erwähnt, dass, nachdem die Polstrahlen und das Polkörperchen am abgeplatteten Kerne zum Vorschein gelangt sind, die Spindelfasern sofort auftreten; man bemerkt sie zuerst an den Polen, von wo sie sich in den Innenraum des Kerns, divergierend zur Äquatorialebene, begeben. Ich leitete dieselben von den eingedrungenen Cyto-Hyaloplasmafädchen ab und glaubte dabei, dass sie vor dem Eindringen durch die Kernwandung in den Kernraum eine gewisse Veränderung erfahren mussten. Diese Veränderungen sollten darin bestehen, dass die Mikrosomen, die so reichlich in den Cytoplasmafädchen eingelagert sind, am Grunde der Delle mit einander verschmelzen und somit das Polkörperchen bilden, das stetig an Größe zunimmt: die von den gröberen Mikrosomen befreiten feinen Cyto-Hyaloplasmafädchen drängen jetzt durch die Kernwandung der Delle unmittelbar an der Peripherie des Polkörperchens in den Kern und würden zu achromatischen Spindelfasern.

Gegen diese Vermuthung sprechen aber gewichtige Gründe, da ich vor allen Dingen weder an lebenden, noch an isolirten und fixirten Kernen, in der Tiefe der Delle etwas von Poren sehen konnte, durch welche die Fädchen in den Kern eindringen müssten. Auch die Beobachtungen BÜTSCHLI's<sup>1</sup> und PFITZNER's<sup>2</sup> an Infusorienkernen sprechen gegen die Annahme eines Eindringens der Polstrahlen und ihrer Umbildung zu achromatischen Spindelfasern. An solchen, in Theilung begriffenen Kernen bemerkt man deutlich ausgebildete Spindelfasern, wobei im umgebenden Cytoplasma keine Spur von strahliger Anordnung zu sehen ist.

Demnach wären die Spindelfasern aus einer achromatischen Substanz abzuleiten, die im Kerne vorhanden sein muss. Diese achromatische Substanz kann sogar bei einigen ruhenden Kernen mit Deutlichkeit wahrgenommen werden, so z. B. bei einigen Infusoriennucleoli. BÜTSCHLI<sup>3</sup> fand, dass am Nucleolus von *Paramaecium Bursaria* und *Aurelia* zwei Abschnitte zu unterscheiden sind — ein dunkler, streifig-körniger und ein heller, welcher mit der Kernmembran in Zusammenhang steht und bei beginnender Theilung sich in zarte Fasern differenzirt. Auch ich hatte die Gelegenheit, dieselbe Beobachtung zu machen; bei der Behandlung der Nucleoli mit Färbungsmitteln wurde nur der erste Abschnitt tingirt, wogegen sich der zweite vollkommen wie achromatische Substanz verhielt. An unserem Objecte bildet das

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Studien etc. I. c. a. v. O.

<sup>2</sup> W. PFITZNER, Kernth. bei d. Protoz. etc. I. c. pag. 463.

<sup>3</sup> O. BÜTSCHLI, Studien etc. I. c. pag. 79—80. Taf. VII Fig. 1, Taf. XV Fig. 7.

Achromatin im ruhenden Kerne keine wahrnehmbare Substanz; bei der Theilung muss aber eine polare Scheidung des Achromatins in zwei Partien geschehen, die die Spindelfasern hervorgehen lassen. Es ist möglich, dass es sich auch am Aufbau des Polkörperchens betheiligt. Einen fernerer Beleg für das Vorhandensein des Achromatins im ruhenden Kerne bietet auch die Rückbildung der aus der Theilung hervorgegangenen Kerne zum ruhenden Zustande, wo sich das Achromatin vertheilt und verschwindet, theils wohl in das chromatische Netzgerüst, theils wohl an die Kernmembran — woraus denn folgt, dass Achromatin auch in diesen Kernen, wenn auch im ruhenden Kerne nicht sichtbar, vorhanden sein muss.

Dabei halte ich es jedoch für sehr möglich, dass die Kernspindel nicht ausschließlich aus der achromatischen Kernsubstanz aufgebaut wird, die sich im ruhenden Kerne befindet. Eben so wie chromatische Substanz im gelösten Zustande aus dem Plasma in den Kern eindringt, kann auch dasselbe mit der achromatischen der Fall sein. Letztere Vermuthung wird auch von anderen Forschern ausgesprochen und scheint mir am plausibelsten. So meint z. B. HEUSER<sup>1</sup>, dass die Spindelfasern bei pflanzlichen Objekten »zum Theil aus dem Cytoplasma, zum Theil aber aus dem Kern selbst hervorgehen«. Auch behauptet MARK<sup>2</sup>, dass die Kernspindel der Eizelle von *Limax* zum Theil aus dem Zellkörper stammt, dass aber dabei die Kernsubstanz ihr progressiv sich anschließt.

Während nun die Kernspindel zur Ausbildung gelangt, gehen auch gewisse Veränderungen in den chromatischen Schleifen vor sich. Die Schleifen, welche im Anfangsstadium der Sternform ziemlich dünnfädig und lang waren, verkürzen ihre Schenkel, wodurch die bei der Bildung der Sternform entstandenen wellenförmigen Umbiegungen ausgeglichen werden. In Folge dieser Verkürzung erscheinen die Schleifen viel stärker resp. dicker als zuvor (Taf. VI Fig. 7, Taf. VII Fig. 10). Jetzt treten auch die PRITZNER'schen Chromatinkugeln, von denen ich schon gesprochen habe, deutlicher als früher hervor. Zwischen den einzelnen Schleifen, aber auch den Schenkeln derselben Schleife, sieht man äußerst dünne Verbindungsfädchen, von denen schon früher die Rede war. Man überzeugt sich davon leicht bei der Oberflächenansicht des Kerns (Taf. VII Fig. 27); stellt man den

<sup>1</sup> E. HEUSER, l. c. pag. 123—124.

<sup>2</sup> E. MARK, Maturation, Fecundation and Segmentation of *Limax campestris*. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. VI. Part II. 1881. pag. 536—537.



Tabus hoch ein, so projeciren sich die in der optischen Schachse gelegenen Schleifen als dunkle Punkte, zwischen welchen man sehr feine Fäserchen gewahrt, die die einzelnen Punkte unter einander verbinden. Die Erhaltung dieser Verbindungsfädchen erkläre ich mir derart, dass bei der Umbiegung der chromatischen Fäden zu Schleifen im Stadium der Sonnenform die Verbindungsfädchen durchreißen, um bei den gebildeten Schleifen sich wieder mit einander zu vereinigen. Der Zweck dieser Einrichtung kann darin bestehen, alle Schleifen in einem Orte zusammenzuhalten, um ihr Auseinanderweichen zu verhindern.

Sobald die achromatische Kernspindel vollständig und kontinuierlich von Pol zu Pol angelegt ist, beginnt sich ein richtender Einfluss derselben auf die chromatischen Schleifen geltend zu machen. Die Schleifenschenkel gerathen in eine ziemlich lebhafte Bewegung, die mit dem FLEMMING'schen<sup>1</sup> Formenspiel der Sterne, welches er früher bildlich als »Systolen und Diastolen« der Sterne bezeichnete, zu vergleichen ist. Diese Bewegung dauert so lange, bis sämtliche Schleifen in eine gewisse bestimmte Lage gebracht worden sind. Schon bei Beginn der Sternform waren die Schleifen derart angeordnet, dass einige von ihnen in der Äquatorialebene gelegen waren, die anderen eine winklige Lage zu derselben besaßen. Diese Lagerung kommt in Folge des richtenden Einflusses der entstandenen Spindelfasern zu definitiver Ausbildung. Die Schleifen, welche winklig zur Äquatorialebene standen, begeben sich jetzt etwas mehr in den Innenraum des Kerns und ordnen sich derart, dass sie eine fast senkrechte Lage zu der Äquatorialebene bekommen, dabei strecken sich ihre Schenkel mehr oder weniger in der Richtung der Theilungsachse und die Enden derselben werden den Theilungspolen zugekehrt. Diejenigen Schleifen aber, welche in der Äquatorialebene oder beinahe in derselben lagen, ordnen sich mehr peripher und behalten ihre Lage bei, so dass ihre Schenkel fast oder ganz parallel zur Äquatorialebene verlaufen (Taf. VII Fig. 11). Diese Verschiedenheit in der Schleifenstellung ist bereits von HEUSER<sup>2</sup> an Fritillariakernen beobachtet und ihre Wichtigkeit für die Umordnung erkannt worden. Bei der weiteren Besprechung werde ich auch die von HEUSER eingeführten Bezeichnungen, als innere und äußere Schleifen beibehalten.

<sup>1</sup> W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I. Th. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879. pag. 380—381; auch II. Th. pag. 211.

<sup>2</sup> E. HEUSER, l. c. pag. 87.

Der Grund dieser neuen Anordnung der Schleifen liegt, wie ich schon sagte, in dem richtenden Einflusse, den die Kernspindel oder vielmehr ihre Gestaltsveränderung auf die anliegenden Schleifen ausübt. Mit dieser Gestaltsveränderung der Kernspindel steht in nächster Beziehung die des gesamten Kerns, welche durch die erstere bedingt und Dank derselben zur Geltung gebracht wird. Bei ihrer Entstehung wurde die Kernspindel derart angeordnet, dass die Spindelfasern von den Polen divergirend zu der Äquatorialebene und zwar direkt zu den Ansatzstellen der Schleifenwinkel sich begaben, um sich hier mit den entgegengesetzten Spindelfasern zu verbinden. Auf diese Weise wurde eine kontinuierliche Kernspindel gebildet, deren Fasern ziemlich lose im Kernraume verliefen (Taf. VI Fig. 7, Taf. VII Fig. 10). Die ersten Veränderungen, die sich an der umgebildeten Kernspindel kund geben, bestehen darin, dass dieselbe sich in die Länge zu strecken beginnt, wobei auch das Polkörperchen eine gewisse Veränderung erleidet (Taf. VII Fig. 11). Dasselbe wird nämlich aus der Delle, in welcher es lag, hervorstülpt, worauf letztere bald verschwindet resp. ausgeglichen wird. Der Gesamteindruck gleicht einem Rotationsellipsoid, an dessen Polen die Polkörperchen in der Form eines parabolischen Höckers ansitzen; von der Oberfläche der homogenen, mattglänzenden Polkörperchen gehen nach allen Richtungen divergirend zahlreiche Polstrahlen in das Cytoplasma aus. Der ganze Process der Längsstreckung der Kernspindel erweckt den Anschein, als ob in diesen Punkten zwei entgegengesetzt wirkende Kräfte angebracht wären, die die Kernspindel und mit ihr den ganzen Kern in der Richtung der Theilungsachse in die Länge ziehen. Die nächsten Folgen dieses Processes bestehen darin, dass die Spindelfasern straffer angespannt werden und der Theilungsachse sich nähern; dabei verkleinert sich der Durchmesser der Kernspindel in der Äquatorialebene, wodurch die ganze Kernspindel schmaler wird. Hand in Hand mit dieser Längsstreckung der Kernspindel geht auch die Längsstreckung des gesamten Kerns. Die Theilungsachse vergrößert sich stetig und dem entsprechend verkleinern sich die Äquatorialachsen, bis die erstere die Äquatorialachsen bedeutend an Länge übertrifft. Auf diese Weise geht der Kern von der Gestalt eines abgeplatteten Rotationsellipsoids (Taf. VI Fig. 7, Taf. VII Fig. 10), durch die Kugel, zur Gestalt eines gestreckten Rotationsellipsoids (Taf. VI Fig. 8, Taf. VII Fig. 11) über. Demnach sehen wir, dass die Kernspindel hauptsächlich in der Äquatorialebene enger wird resp. die Kreisperipherie,

in welcher die Spindelfasern liegen, an Umfang abnimmt. Da aber die Schleifenwinkel den Spindelfasern in der Äquatorialebene anliegen und mit dieser Bewegung Schritt halten, ist es verständlich, dass ihre Ansatzstellen ebenfalls auf eine Peripherie geringeren Umfangs zusammengedrängt werden. Durch diese Verminderung an Raum für die Ansatzstellen der Schleifenwinkel wird auch erklärlich, weshalb die Schleifen während dieser Veränderungen in zwei Reihen angeordnet werden und die Sonderung in innere und äußere Schleifen zur Geltung gebracht wird. Ferner wird begreiflich, dass die inneren Schleifen (die früheren winklig gelegenen), welche den Spindelfasern zunächst gelegen sind, in gewissem Grade der Streckung der Kernspindel in die Länge folgen und dadurch senkrecht zur Äquatorialebene gestellt werden. Wir sehen somit, dass die neue Anordnung und Stellung der Schleifen gewissermaßen durch die Längsstreckung der Spindel hervorgerufen wird und dass wir in diesem Sinne von einem richtenden Einflusse der Kernspindel auf die Schleifen sprechen dürfen.

Zur Zeit, wo die Kernspindel und der Kern die beschriebenen Gestaltsveränderungen erleiden, und zwar nachdem die Schleifen schon in innere und äußere gesondert worden sind, bemerkt man auch eine Veränderung der feineren Struktur der einzelnen Schleifen. Es tritt nämlich eine Erscheinung auf, welche der Längsspaltung der Schleifen vorangeht und, wie bekannt, darin besteht, dass die sogenannten PFITZNER'schen Chromatinkugeln gespalten werden. In diesem Stadium erscheinen die Schleifen bandförmig verbreitert (Taf. VI Fig. 8, Taf. VII Fig. 12 und 13) und sind je aus zwei Reihen abwechselnd dunklerer und hellerer kleiner Partien zusammengesetzt, welche dasselbe Verhalten zu den Tinktionsmitteln besitzen, wie die früher geschilderten Fäden. Zwischen den beiden chromatischen Reihen jeder Schleife verläuft ein äußerst feiner, heller Längsstreifen. In diesem hellen Längsstreifen erfolgt die Längsspaltung der Schleifen: jedoch geht die vollständige Trennung in zwei Tochterschleifen nicht sofort vor sich, sondern die eben geschilderten, gespaltenen Mutterschleifen bleiben unverändert bis zum Stadium der Umordnung (Taf. VI Fig. 9, Taf. VII Fig. 14), in welchem erst der definitive Zerfall der Schleifen eintritt.

Der ganze Vorgang, von der ausgebildeten Kernspindel (Taf. VI Fig. 7) bis zum Beginn der Umordnung (Taf. VI Fig. 9), verläuft ziemlich langsam und nimmt ungefähr eine halbe Stunde in Anspruch, weshalb es auch erklärlich scheint, dass ohne besondere Auswahl



hergestellte Präparate am häufigsten die Sternformen aufweisen, welche zu dieser Zeit ihre volle Ausbildung erlangen.

Mittlerweile ist das gesammte Plasma der Körnerzone mit den Nahrungskörpern in die neue Schale übergetreten (Taf. VI Fig. 9). Im Mutterthiere bleibt nur der Kern zurück, welcher vom Cytoplasma der hyalinen Zone umgeben ist.

Wir kommen jetzt zu der Phase der eigentlichen Zweitheilung der Kernsubstanz, die FLEMMING als Umordnung der chromatischen Figur oder Metakinesis bezeichnet.

### Umordnung der Schleifen.

Das Umordnungsstadium besteht, wie bekannt, darin, dass sämmtliche Schleifen derart umgeordnet werden, dass ihre Schleifenwinkel, welche im vorhergehenden Stadium in der Äquatorialebene lagen — nach den Polen, und die Schleifenschenkel mit ihren freien Enden gegen die Äquatorialebene gekehrt werden. Der ganze Vorgang läuft rasch ab und erfordert nicht mehr als zwei bis drei Minuten.

Beobachtet man die Umordnung an lebenden Exemplaren, so ist es geradezu unmöglich, sich in dem Wirrwarr der in Bewegung gerathenen Schleifen zu orientiren und sich eine Vorstellung von dem wahren Verlauf der Dinge zu bilden. Man sieht zunächst, dass sämmtliche Schleifen in eine vibrirende Bewegung gerathen, welche mit ihrer Verfeinerung abschließt; gleichzeitig bemerkt man, dass die feinfädigen Schleifen sich an einander zu schieben beginnen und zwar so, als ob die Schleifen der oberen Kernhälfte nach unten und die der unteren nach oben sich begeben würden: dazwischen erblickt man einige Schleifen, welche aus der Tiefe des Kerns hervortreten scheinen, und ihre Schleifenwinkel den Polen zukehren. So verworren erscheint das Bild, welches man in diesem Stadium gewahrt. Erst durch das Studium von Präparaten gelangte ich zum Verständniss dieser complicirten Vorgänge. Ich verfolgte darauf von Neuem den ganzen Process intra vitam, und achtete besonders auf solche Schleifen, die, gegenüber der Mehrzahl, aus irgend welchem Grunde ihre Umordnung verzögert hatten. Hierdurch wurde es mir möglich, die Richtigkeit meiner Erklärung zu kontrolliren. Die Beobachtung an lebenden Thieren wird dadurch noch erschwert, dass die Umordnung der Schleifen von der Trennung ihrer Spalthälften begleitet wird. Diese beiden Erscheinungen

greifen dermaßen in einander und bedingen sich gegenseitig, dass man wenigstens für unser Objekt berechtigt ist, die Längsspaltung und Umordnung als ein und denselben Vorgang aufzufassen.

Ich muss von vorn herein bemerken, dass nicht sämtliche Schleifen nach ein und demselben Modus ungeordnet werden, sondern dass die durch den richtenden Einfluss der Kernspindel verschieden geordneten Schleifen auch eine verschiedenartige Umordnung erfahren. Die Umordnung der äußeren, d. h. der Äquatorialebene parallel gelegenen Schleifen spielt sich auf die Weise ab, dass die Schleifen zunächst an den Schleifenwinkeln längsgespalten werden. Die Spalttheile weichen aus einander und richten sich nach den entgegengesetzten Theilungspolen empor, so dass die durch die Spaltung entstandenen beiden Schleifenwinkel mit ihren Scheiteln sich den Polen zukehren. Die Spaltung verläuft immer weiter und, unmittelbar mit ihr Schritt haltend, geht das Auseinanderweichen der Spaltungsprodukte in der Richtung der beiden Pole. Der Vorgang schreitet auf diese Weise fort, bis die Mutterschleife in zwei Tochterschleifen zerfällt, von denen jede mit ihrem Schleifenwinkel einem der beiden Theilungspole zugekehrt ist.

Die inneren, d. h. die zur Äquatorialebene senkrecht gelegenen Schleifen werden nach einem ganz anderen Modus ungeordnet. Schon am Ende der Sternform, zur Zeit des Auftretens der doppelten Körnelung (Taf. VII Fig. 12 und 13) bemerkt man, dass diese Schleifen an einem ihrer polaren Ende hakenförmig umgebogen oder gekrümmt werden. Somit werden die vormalis U-förmigen Schleifen zu S- oder C-förmigen umgebogen, je nachdem der rechte oder linke Schleifenschenkel gekrümmt wird; selbstverständlich kann die Umbiegung auch nach der anderen Seite von statten gehen. Darauf erfolgt die Längsspaltung der Mutterschleife, und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung momentan. Die beiden Tochterschleifen weichen in der Richtung der Theilungsachse aus einander und wandern nach den beiden Polen. Dabei wandern die Tochterschleifen mit den äquatorialen Umbiegungsstellen dem entfernteren Pole und mit den polaren dem näher gelegenen Pole zu. Während dieser Bewegung schreitet die Umbiegung an dem Ende der Schleife, welches den Polen zustrebt, weiter, während sie am entgegengesetzten Ende ausgeglichen wird. Auf diese Weise erhalten wir Schleifen von n- oder f-förmiger Gestalt, die mit ihren Schleifenwinkeln den Polen zugekehrt sind.

So verschieden auch diese beiden Umordnungsmodi auf den

ersten Blick erscheinen, ist es doch leicht zu ersehen, dass sie einem gemeinsamen Ziel zustreben, nämlich: jede Mutterschleife in zwei Tochterschleifen zu spalten, sowie die letzteren verschiedenen Polen zuzuführen und zwar so, dass der Schleifenwinkel dem Theilungspole zugekehrt ist. Die Verschiedenheit der beiden Typen der Umordnung wird durch die verschiedene Lage der Schleifen bedingt, welche ihrerseits wieder durch die große Zahl der Schleifen, wie wir sie in unserem Objekt haben, bedingt wurde. Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, dass bei einer geringeren Anzahl der Schleifen die Umordnung nur nach einem der beschriebenen Typen verlaufen kann. So beschreibt z. B. RABL<sup>1</sup>, dass sämtliche vier- und zwanzig Schleifen der Salamandrakerne der Art umgeordnet werden, wie es bei unseren äußeren Schleifen der Fall ist. Dagegen fand HEUSER<sup>2</sup> an Fritillariakernen die beiden Umordnungsmodi, da ja bei diesen Kernen die Schleifen ebenfalls in äußere und innere angeordnet werden. Meine Auffassung stimmt mit der von HEUSER vollkommen überein: wir differiren nur in der Umbiegungsart der inneren Schleifen. Nach der Meinung HEUSER's sollen sich die inneren Schleifen vor der Längsspaltung gerade strecken, worauf nur die eine von den zwei Tochterschleifen die polare Umbiegung erfährt, wogegen die andere gerade gestreckt bleibt und mit dem ursprünglichen äquatorialen Ende am Pole anlangt. Nach meinen Beobachtungen stellte es sich aber heraus, dass die polare Umbiegung der inneren Schleifen noch vor dem Umordnungsstadium (Taf. VII Fig. 12 und 13) eintritt und zwar auf die Weise stattfindet, wie sie STRASBURGER<sup>3</sup> bei den pflanzlichen Zellen entdeckt hat. Die Umbiegung geht aber in diesem Stadium nicht weiter, wie es STRASBURGER beschreibt und wir bekommen keine *n*- und *f*-förmigen Schleifen, sondern bleibt bei der Zwischenform von *S* oder *C* stehen. Im Umordnungsstadium, nach erfolgter Zweispaltung, schreitet die Umbiegung an den verschiedenen Enden fort, so dass wir die definitive *n*- und *f*-förmige Gestalt der Schleifen erhalten.

Das beigelegte Schema möge den Vorgang der Spaltung und Umordnung versinnbildlichen. Der Kürze und Deutlichkeit halber habe ich nur eine äußere (*a*) und zwei innere (*i*) verschieden umge-

<sup>1</sup> C. RABL, l. c. pag. 269—272.

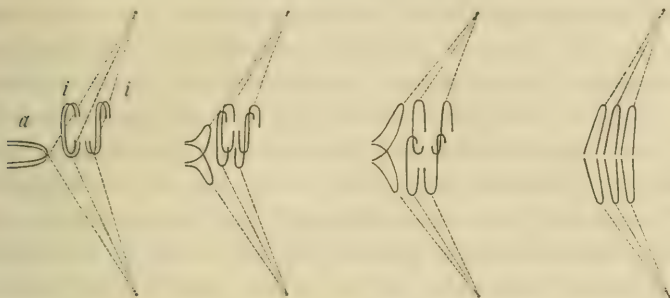
<sup>2</sup> E. HEUSER, l. c. pag. 87—88.

<sup>3</sup> E. STRASBURGER, Über Theilungsvorg. etc. l. c. pag. 547—548.



bogene Schleifen abgebildet und nur den einen Quadrant des Kerns berücksichtigt.

Fig. 4.



Durch die stattgefundene Längsspaltung und damit verbundene Umordnung resultirt eine Form, die auf Taf. VI Fig. 9 und Taf. VII Fig. 14 abgebildet ist. Auf jeder Seite der Äquatorialebene liegen jetzt vermuthlich eben so viele Schleifen, als vor dem Umordnungsstadium in der ganzen Sternform vorhanden waren. Dabei sind die sämtlichen Schleifen mit ihren Winkeln den Polen zugekehrt und besitzen eine senkrechte Lage zur Äquatorialebene, so dass ihre Schenkel parallel zu einander verlaufen. Die ganze Kernfigur gleicht sehr einer ebenfalls an die Umordnung anschließenden Form, welche FLEMMING<sup>1</sup> in den Hodenepithelzellen von Amphibien gefunden hat. In Folge der parallel verlaufenden Schleifenschenkel, die mit den Längsstreifen einer Tonne zu vergleichen sind, wurde diese Kerntheilungsfigur von FLEMMING als die Tonnenform bezeichnet und der Äquatorialplatte anderer Zellenarten gleich gesetzt. Die Bezeichnung wäre auch auf unsere Kerntheilungsfigur zu übertragen.

Die beschriebene Tonnenform bleibt nur einige Augenblicke erhalten: denn sobald die Umordnung sich vollzogen hat, tritt sofort ein Auseinanderweichen der Tochterschleifen ein. Die Trennung erfolgt auf die Weise, dass sämtliche Tochterschleifen der beiden Kernhälften a tempo aus einander gehen und langsam den entgegengesetzten Polen zustreben (Taf. VII Fig. 15). Die ganze Erscheinung trägt den Anschein, als ob die beiden Hälften der Tonnenform an den Spindelfasern dahingleiten würden.

<sup>1</sup> W. FLEMMING, Zellsubstanz etc. I. c. pag. 257—258.

### Entstehung der Tochtersterne.

In dem Maße, wie die Tochterschleifen aus einander rücken und sich von der Äquatorialebene entfernen, kommen in der Äquatorialzone achromatische Spindelfasern zum Vorschein, welche früher von den darüber gelegenen chromatischen Schleifen verdeckt wurden. Dieser Umstand scheint dafür zu sprechen, dass die Spindelfasern kontinuierlich von Pol zu Pol angelegt sein müssen. Je mehr sich die Schleifen den Polen nähern, desto mehr konvergieren sie mit ihren Winkeln, was durch die Lage der leitenden Spindelfasern und die Gesamtgestalt des Kerns bedingt wird. Während dieses Processes streckt sich der Kern in der Richtung der Längsachse noch mehr in die Länge, behält aber immer die Gestalt des Rotationsellipsoids bei. Auch das Polkörperchen erleidet eine gewisse Veränderung, indem es seine frühere parabolische Gestalt aufgibt und zu einer bikonvexen Linse abgeplattet wird. Es biegt sich so zu sagen in den Innenraum des Kerns, und bildet in dieser Stelle eine Art von einspringendem Hügel (Taf. VII Fig. 15). Die Tochterschleifen, welche den Polen zu wandern, gruppieren sich mit ihren Winkeln um diesen Hügel derart, dass sie sich unmittelbar den Stellen anlegen, von welchen die achromatischen Fasern der Kernspindel ausgehen (Taf. VII Fig. 16). Da aber, wegen Mangel an Raum, nicht sämtliche Schleifen in einer Kreislinie angebracht werden können, so begeben sich die anderen, neu hinzukommenden in den Innenraum des Kerns und ordnen sich an der gesamten Oberfläche des Hügels an. Durch diese Anordnung bekommen die Tochterschleifen eine radiäre Lage und bilden eine Form, welche als Tochtersternform bezeichnet wird. Der ganze Process, vom Beginn des Auseinanderweichens der Tochterschleifen, bis zur Bildung der Tochtersterne, verläuft ziemlich schnell; er nimmt circa fünf Minuten in Anspruch.

Die Tochterschleifen sind eben so gebaut, wie die Mutterschleifen im Muttersternstadium. Sie besitzen ein recht verschiedenes Aussehen: man sieht kurze und lange Schleifen, mit gleichen und ungleichen, parallel verlaufenden, oder aus einander gespreizten Schenkeln; auch ihre feineren Bauverhältnisse entsprechen denen der Mutterschleifen. Der ganze Unterschied besteht nur darin, dass die Tochterschleifen jetzt halb so dick sind als die Mutterschleifen während der Sternform vor der Längsspaltung waren. Sie entsprechen vielmehr den Schleifen der Sonnenform. Auch die ganze

Schleifenanordnung entspricht mehr der Anordnung, die wir in der Sonnenform des Mutterkerns gesehen haben, als der der Sternform. Die Tochterschleifen lagern sich ja definitiv derart, dass ihre Winkel sich der Oberfläche des aus dem Polkörperchen entstandenen Hückers ansetzen und ihre Schenkel nach allen Richtungen des Tochterkerns radienförmig ausstrahlen. Somit entspricht in diesem Stadium jeder Tochterkern, der Lage seiner Schleifen wegen, der einen Hälfte der Sonnenform und wäre analog der Sonnenform, als Tochtersonne, Dihelios oder richtiger Hemihelios zu bezeichnen.

Zu der Zeit, wo diese Schleifenanordnung geschieht, streckt sich der Kern immer mehr in die Länge und man sieht deutlich, wie die Spindelfasern hierbei in der Mitte durchrissen werden (Taf. VII Fig. 16). Bald darauf entsteht in der Äquatorialebene des Kerns eine Einbuchtung (Taf. VI Fig. 10, Taf. VII Fig. 17), die mit der weiteren Streckung des Kerns Hand in Hand geht und immer tiefer wird (Taf. VII Fig. 18). Der ganze Kern rückt allmählich oralwärts (Taf. VI Fig. 10) und besitzt jetzt eine biskuitförmige Gestalt. Sobald das eine Kernende die Schalenmündung überschreitet, erfolgt die Durchschnürung des Kerns an seiner verengtesten Stelle, d. h. in der Äquatorialebene, und so entstehen zwei Tochterkerne, welche nach verschiedenen Seiten aus einander wandern (Taf. VI Fig. 11). Die beschriebene Durchschnürung des Kerns vollzieht sich etwa in fünf Minuten. Die aus der Theilung hervorgegangenen Tochterkerne besitzen die Gestalt eines Kolben (Taf. VII Fig. 19), dessen orales Ende in einen ziemlich spitzen Fortsatz ausläuft; dieser Fortsatz wird allmählich in den Kern eingezogen (Taf. VI Fig. 11, Taf. VII Fig. 20 und 21), bis derselbe schließlich seine ursprüngliche kugelige Gestalt wieder annimmt (Taf. VI Fig. 12, Taf. VII Fig. 22). Mit dem Kerne wandert auch eine Portion des Cytoplasma der hyalinen Zone über, welche den ersteren dabei allseitig gleichmäßig umgibt (Taf. VI Fig. 11). Von den Polstrahlen, welche noch auf dem biskuitförmigen Stadium des Kerns (Taf. VI Fig. 10) als äußerst dünne Hyaloplasmafäden zu sehen waren, ist jetzt nichts mehr vorhanden. Der ganze Kern wird von einem ziemlich grobnetzigen, körnchenreichen Cytoplasma umgeben und nur unmittelbar an der Kernoberfläche erblickt man eine dünne Schicht von hellerem Plasma, welches aus äußerst feinen Fäden mit eingelagerten Mikrosomen besteht (Taf. VI Fig. 12). Auf diese Weise wandern die beiden Tochterkerne nach entgegengesetzten Richtungen, bis sie nach etwa zehn Minuten in das Hinterende der beiden Schalen gelangen.



Während dieser eben beschriebenen Bewegung der Tochterkerne gehen auch nicht unwichtige Veränderungen in ihren inneren Bauverhältnissen vor sich. Vor allen Dingen wird das ehemalige Polkörperchen vollkommen in die Kernsubstanz eingezogen; man gewahrt nichts mehr von der linsenartigen Hervorstülpung, wie es noch in den kurz vorübergehenden Stadien der Fall war, sondern der Kern erscheint einheitlich und besitzt eine regelmäßige glatte Oberfläche (Taf. VII Fig. 19). Nur an seiner unteren Seite bemerkt man noch eine halbkugelige, hyaline Partie, an deren Oberfläche sich die Tochterschleifen ansetzen; dieser flache Höcker entspricht dem früheren Polkörperchen, nur ist die scharfe Grenze, welche er einst besaß, vollständig verloren gegangen. Demnach darf man sagen, dass das Polkörperchen auf diesem Stadium in die Kernsubstanz eingezogen wird, um schließlich mit derselben zu verschmelzen. Diese homogene Partie wäre mit der hellen Masse zu vergleichen, welche, wie die Untersuchungen RABL'S<sup>1</sup> an Salamandrakernen gezeigt haben, sich in die kleine polare Delle des Kerns einlagert und dieselbe vollständig ausfüllt. Was ihren Ursprung anbetrifft, so vermuthet RABL, dass dieselbe aus dem Rest der Spindelfasern hervorgehen muss. An unserem Objekte kann man sich dagegen überzeugen, dass diese helle Masse nichts weiter als das Polkörperchen ist, welches in den Kern eingedrungen ist und jetzt mit ihm zusammen einen einheitlichen Körper bildet. Eine analoge Erscheinung lässt sich auch an den Actinosphaeriumkernen wahrnehmen. Dort verschmelzen nach der Beobachtung HERTWIG'S<sup>2</sup> die nach den Kernpolen aus einander gewichenen Elemente der Kernplatte so innig mit den sogenannten Polplatten, »dass beiderlei Substanzen sich durchdringen und eine einzige Masse bilden«.

### Entstehung der Tochterknäuel.

Um diese Zeit verschwinden auch gänzlich bei *Euglypha* die achromatischen Spindelfasern und werden wahrscheinlich theils wohl in das chromatische Netzgerüst, theils wohl an die Kernmembran vertheilt. Auf dem folgenden Stadium (Taf. VII Fig. 21) lässt sich nichts von der hyalinen Partie bemerken, da sie, eben so wie der ganze Kern, von chromatischen Fäden, die aus den Schleifen ent-

<sup>1</sup> C. RABL, l. c. pag. 282.

<sup>2</sup> R. HERTWIG, Kernth. b. Actinosph. etc. l. c. pag. 504.

stehen, durchsetzt wird. Die Veränderungen, die an den Tochter-schleifen währenddessen vor sich gehen, bestehen darin, dass dieselben zu Fäden auswachsen. Nachdem nämlich die Schleifen eine radiäre Anordnung erhalten haben, tritt eine Verkürzung und damit verbundene Verdickung derselben ein (Taf. VII Fig. 19), wodurch die Körnelung der einzelnen Schleifen zur deutlichen Ausprägung gelangt. Gleich darauf beginnen die Schleifen sich in die Länge zu strecken (Taf. VII Fig. 20, wobei die Umbiegungsstellen resp. die Schleifenwinkel ausgeglichen werden. Wir erhalten somit eine Form, die an den lockeren Mutterknäuel erinnert und als Tochterknäuel zu bezeichnen ist. Ich möchte gleichzeitig bemerken, dass ich weder an lebenden Kernen, noch an Präparaten je etwas von der Verschmelzung der einzelnen Schleifen oder den daraus entstehenden Fäden wahrnehmen konnte. Die Tochterknäuel bestehen, eben so wie der Mutterknäuel, aus einzelnen getrennten Fäden, welche parallel zu einander angeordnet sind und gewöhnlich in der Richtung der ehemaligen Theilungsachse (die ja mit der Längsachse des Thieres zusammenfiel) verlaufen (Taf. VII Fig. 21). Von diesem Stadium an macht der Tochterkern genau dieselben Veränderungen durch, die wir bei den Anfangsstadien der Kerntheilung beschrieben haben. Der ganze Unterschied besteht nur darin, dass die Veränderungen jetzt in umgekehrter Richtung verlaufen. Da aber dieser ganze Vorgang nichts wesentlich Neues aufweist und nur einen entgegengesetzten Weg einschlägt, so werde ich mich bei der Beschreibung der vorgehenden Rückbildung des Kerns ziemlich kurz halten.

Sobald die Schleifen zu Fäden umgebildet werden, sieht man zwischen ihnen sehr zarte Verbindungsfäden auftreten (Taf. VII Fig. 21). Die letzteren entspringen von den dichteren Stellen der Fäden und begeben sich Anfangs zu entsprechenden Stellen benachbarter Fäden. Bald darauf treten aus diesen Punkten noch andere Fäden auf, die nach verschiedenen Richtungen auslaufen und mit anderen gleichen Fortsätzen in Verbindung treten. Auch können mehrere Fortsätze neben einander verlaufen und durch Verschmelzung mit einander gröbere Verbindungsfäden zur Entstehung bringen. Treten aus einer Stelle der chromatischen Fäden mehrere Fortsätze aus, so verlieren die Fäden ihr vormaliges glattrandiges Aussehen und werden rauh und zackig (Taf. VII Fig. 22). Gleichzeitig sieht man jetzt in den Stellen, von wo die Fortsätze ausgehen, zahlreiche Körnchen auftreten, welche an den hyaloplasmatischen Verbindungsfasern sich weiter bewegen. Auf diese Weise differenzirt sich die

chromatische Substanz der Fäden wieder in mehr oder weniger zarte Plasmafädchen und Körnchen. Die ersteren bilden in der Form von Verbindungsfäden Bahnen, an denen die letzteren, welche zeitlich später auftreten, verschoben werden. Sobald nun die Körnchen an den Plasmafädchen dahinzugleiten beginnen, verschwindet auch die geradlinige Gestalt der chromatischen Fäden — sie erscheinen zackig, gewunden und von verschiedener Dicke (Taf. VI Fig. 12), indem nämlich die Körnchen an verschiedenen Stellen der Plasmafäden sich konzentrieren können. Bald aber verschwindet auch diese Gestalt von Fäden und es lässt sich überhaupt nichts von denselben erkennen. Die fadenförmige Struktur des Kerns wird aufgegeben, um der netzigen Platz zu machen. Das Netzwerk ist bei seiner Entstehung sehr grobmaschig (Taf. VII Fig. 23), mit deutlich hervortretenden Knotenpunkten, die so zu sagen Ansammlungsstellen des Nucleo-Hyaloplasma und der Körnchen bilden. Von diesen Knotenpunkten entspringen aber wieder neue, äußerst feine Fortsätze, die mit anderen Fortsätzen gleichen Ursprungs in Verbindung treten. Die Körnchen verschieben sich an den neu entstandenen Fädchen und sammeln sich wieder in neuen Verbindungsknoten an, die aber nicht so beträchtlich wie die ersteren sind. Auf diese Weise geht der Process weiter, bis das grobmaschige Netzwerk zu einem feinmaschigen umgewandelt wird (entsprechend Taf. VII Fig. 2). In diesem Stadium tritt auch der Nucleolus in der Form eines rundlichen, homogenen, stark lichtbrechenden Körpers auf. Die erste Spur desselben kann man sogar während des Knäuelstadiums erblicken (Taf. VI Fig. 12, Taf. VII Fig. 22); jedoch erscheint er zu der Zeit wie ein matter Fleck, von dem man erst später sich überzeugt, dass er zum Nucleolus wird. Leider ist es mir nicht gelungen, seine Bildung genau zu verfolgen; eben so wie ich sein Verhalten bei der Entstehung der karyokinetischen Figuren nicht ermitteln konnte.

Sowie die feinmaschige Netzstruktur zur Ausbildung gekommen ist, bemerkt man, dass sie bei Größenabnahme des Kerns immer undeutlicher und verwischter wird (entsprechend Taf. VII Fig. 1), bis sie schließlich gänzlich verschwindet und der Kern seinen normalen, sogenannten bläschenförmigen Bau annimmt (Taf. VI Fig. 13). Wie wir die Größenzunahme des Kerns durch das Eindringen von Flüssigkeit in den Kern erklärt haben, müssen wir hier in Folge der stattfindenden Volumabnahme ein Austreten der Flüssigkeit annehmen, wodurch auch der normale bläschenförmige Bau zu



Stande kommt. Der Kern erscheint wieder homogen, ziemlich stark lichtbrechend und nur der Nucleolus sticht durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen als ein bläulicher Körper hervor. Damit schließt die Kerntheilung. Die ganze, eben beschriebene Rückbildung der Tochterkerne, von der Tonnenform bis zur Erlangung des normalen Zustandes, verläuft annähernd in einer halben Stunde.

Während die Tochterkerne durch die Knäuelform gehen (Taf. VI Fig. 12) oder sogar kurz vorher, tritt am Körper der beiden Individuen eine sehr interessante Erscheinung auf, welche zuerst GRUBER<sup>1</sup> beobachtete. Es hebt nämlich eine Strömung oder vielmehr eine Cirkulation des Cytoplasma an, die immer lebhafter wird und zu der Zeit, wann der Kern den bläschenförmigen Bau erlangt, ihren Höhepunkt erreicht. Hierauf wird sie wieder schwächer und stellt sich nach etwa zehn Minuten gänzlich ein. Diese Cirkulation bezweckt eine Mischung der Cytoplasmamassen und hat eine gleichmäßige Vertheilung derselben auf beide Individuen zur Folge. Die Gleichmäßigkeit der Cytoplasmavertheilung geht sogar so weit, dass selbst die aufgenommenen Nahrungskörper in annähernd gleicher Quantität auf beide Exemplare vertheilt werden. Sobald die Bewegung sistirt, bemerkt man, dass das Cytoplasma in beiden Schalen wieder in drei Regionen angeordnet wird. Man unterscheidet, wie vor der Theilung, eine vordere, alveoläre, eine mittlere, körnige und eine hintere, hyaline Zone, welcher der homogene, kugelige Kern eingelagert ist. Die letztere Zone enthält jetzt eine große Zahl von feinen Körnchen, die bei den zur Theilung sich anschickenden Exemplaren nicht zu beobachten waren. Gleichzeitig kommen auf der Grenze der körnigen und hyalinen Zone die kontraktile Vacuolen zum Vorschein, von welchen, seit ihrem Verschwinden während des Überwanderns des körnigen Plasma in das Tochterindividuum, keine Spur zu sehen war. Nachdem die Anordnung des Plasma in drei Zonen vollbracht worden ist, treten aus der alveolären Region, an der Verbindungsstelle der beiden Schalen, Pseudopodien hervor (Taf. VI Fig. 13), die sich bald zu einander, bald von einander bewegen. In Folge dieser Bewegung der Pseudopodien tritt eine Lockerung an der Vereinigungsstelle der Euglyphen ein, die jetzt nur durch dünne Fortsätze des alveolären Plasma mit einander in Zusammenhang stehen. Die Bewegung wird immer intensiver, so dass die Körper sich hin und her bewegen,

<sup>1</sup> A. GRUBER, Theilungsvorg. b. Euglyph. etc. l. c. pag. 434.

bis die Verbindungsfäden durchgerissen werden und die Thiere sich von einander trennen. Hiermit schließt der ganze Theilungsprocess ab.

Es bleiben mir noch einige Fragen von allgemeiner Bedeutung zu erörtern. Bei dieser Gelegenheit halte ich es für gemessen, des allgemeinen Überblickes wegen, die Befunde meiner Untersuchung kurz zusammenzufassen.

Die Theilung der Euglypha wird eingeleitet durch das Hervortreten des Zellplasma und der Schalenplättchen aus der Schalenmündung. Die Hervorstülpung wächst stetig und wird von Schalenplättchen umgeben, bis eine neue Schale gebildet ist. In diese Schale fließt provisorisch das Plasma der alveolären und Körnerzone hinüber und wird daselbst bis zu einer gewissen Zeit aufgespeichert.

Die Veränderungen, welche die Zell- und Kerntheilung eigentlich bedingen, beginnen am Cytoplasma der hyalinen Zone. Letzteres nimmt an Volumen zu und differenzirt sich in zwei Schichten: in eine äußere, dichtere, netzige und eine innere, helle Region, die den Kern unmittelbar umgiebt.

Der Kern ist homogen und chromatinarm. Das Cyto-Chylema der hellen Region dringt durch die Kernmembran, welche während des ganzen Theilungsvorganges erhalten bleibt, in den Kern ein und verursacht seine Größenzunahme. Gleichzeitig verliert der Kern sein homogenes Aussehen und bekommt eine feinnetzige Struktur. Sein Chromatingehalt steigt allmählich.

Das Nucleo-Hyaloplasma und die feinen Körnchen sammeln sich in den Knotenpunkten des Netzwerks an, wodurch dasselbe grobmaschig wird.

Aus dem grobmaschigen Netzwerke entstehen bei weiterer Differenzirung einzelne Fäden, (die einen unregelmäßigen, gewundenen Verlauf besitzen. Von den Fäden entspringen kleine Fortsätze, die seinen Rändern eine raue, gezackte Gestalt verleihen. Die Körnchen verschmelzen mit einander zu den sogenannten PFITZNER'schen Chromatinkugeln und die Fäden bestehen schließlich aus abwechselnd dunkleren und helleren Scheiben.

Diese Fäden werden glattrandig und ordnen sich im peripherischen Theile des Kerns parallel zu einander. Dabei werden die Fortsätze bis auf wenige eingezogen, welche als Verbindungsfädchen

zwischen den chromatischen Fäden zu sehen sind. Dies ist die sogenannte dichte Knäuelform.

Darauf verkürzen und verdicken sich die Fäden und es entsteht die lockere Knäuelform. In diesem Stadium werden die Fäden zu Schleifen umbogen, deren Schenkel meist einen welligen Verlauf besitzen. Jetzt erst verschwindet der Nucleolus völlig.

Zu dieser Zeit ordnet sich das Cytoplasma radiär zur Oberfläche des Kerns an. Die Schleifen begeben sich in den Innenraum des Kerns und kehren die Scheitel ihrer Winkel dem Centrum zu. Es entsteht die beschriebene Sonnenform.

Bald darauf beginnt das Cytoplasma der hellen Region sich an den beiden Theilungspolen zu concentriren, wobei der Kern amöboide Bewegungen macht. Jetzt hört auch die Größenzunahme des Kerns auf, und er bekommt wieder eine kugelige Gestalt.

Das an den Polen angehäuften Cytoplasma bekommt einen strahligen Bau — Polstrahlen. Diese Polstrahlen konvergiren zu den Polen des Kerns und stoßen in einer entstandenen Delle zusammen. Hier entsteht das Polkörperchen und gleichzeitig mit ihm im Kern die Spindelfasern.

Während dessen wird der kugelige Kern zum Rotationsellipsoid abgeplattet und die Schleifen mit ihren Winkeln in die Äquatorialebene gebracht, wobei ihre Schenkel z. Th. parallel, z. Th. winklig zur Äquatorialebene sich stellen: Anfangsstadium der Sternform.

Die Spindelfasern wachsen von den Polen in den Kern und vereinigen sich mit den entgegengesetzten in der Äquatorialebene. Es entsteht eine kontinuierliche Kernspindel, die einen richtenden Einfluss auf die Schleifen ausübt.

Die Kernspindel streckt sich in der Richtung der Theilungsachse und der Kern wird aus einem abgeplatteten Rotationsellipsoid, indem er die Kugelform passirt, zum gestreckten. Dabei werden auch die Schleifen nach zwei Typen angeordnet: die äußeren bleiben parallel der Äquatorialebene, die inneren stellen sich senkrecht zu derselben. Die Sternform erlangt ihren Höhepunkt.

Die Schleifen werden bandförmig und bestehen in Folge beginnender Spaltung aus zwei Reihen abwechselnder dunklerer und hellerer Partien. Zu dieser Zeit werden auch die inneren Schleifen am polaren Ende umgebogen.

Darauf folgt die Längsspaltung und die damit verbundene Umordnung der Schleifen. Die verschieden angeordneten Schleifen werden auch verschiedenartig umgeordnet.



Es resultirt die Tonnenform, bei welcher sämtliche Schleifen senkrecht zur Äquatorialebene stehen; dabei verlaufen ihre Schenkel parallel zu einander und ihre Scheitel sind den beiden Polen zugekehrt.

Die Schleifen weichen aus einander und begeben sich zu den Polen, an welchen sie sich radiär um die etwas abgeplatteten Polkörperchen anordnen. Es entstehen die Tochtersterne und unmittelbar daraus die Tochtersonnen.

Der Kern streckt sich immer mehr in die Länge, bekommt eine biskuitförmige Einschnürung und zerfällt in zwei gleiche Tochterkerne, die nach entgegengesetzten Richtungen aus einander gehen.

Das Plasma der hyalinen Zone wird gleichfalls getheilt und umgiebt unmittelbar den Kern. Es entsteht eine Cirkulation in den Körpern der Tochterindividuen und das Plasma der alveolären und Körnerzone wird ebenfalls in zwei annähernd gleichen Portionen auf beide Individuen vertheilt.

Währenddessen erfahren die Tochterkerne die bekannte Rückbildung. Das Polkörperchen wird eingezogen und die Schleifen zu Fäden ausgestreckt — Tochterknäuel.

Aus den Knäulfäden treten zarte Verbindungsfädchen aus, wodurch die Tochter-Knäuelform erst zu einem grobmaschigen und dann zu einem engmaschigen Netzwerke umgebildet wird. Es tritt wieder der Nucleolus auf. Schließlich bekommt der Kern seinen ehemaligen bläschenförmigen Bau.

Nach aufgehobener Plasmacirkulation treten aus der Schalenmündung Pseudopodien hervor und es erfolgt die Trennung der Tochterindividuen.

Was zunächst das Verhältnis der Zelltheilung zur Kerntheilung anbetrifft, so sehen wir, dass die Strukturveränderungen, mit denen jede Theilung anhebt, sich fast gleichzeitig am Zell- und Kernplasma abspielen. Dabei erleidet nur das Plasma der hyalinen Zone gewisse Differenzirungen, wogegen das Plasma der beiden anderen Zonen unverändert bleibt und während des ganzen Processes sich ziemlich neutral verhält. Das Plasma dieser Zonen wird in toto in die neu gebildete Schale wie in einen Reserve-Ort übergeführt, um von da erst nach vollzogener Kerntheilung auf beide Individuen vertheilt zu werden. Dagegen verbleibt das Plasma der hyalinen Zone mit dem Kerne in der Mutterschale und erfährt, bevor es mit dem Kerne zusammen in zwei Hälften getheilt wird, die mannigfaltigsten Strukturveränderungen. Auch am Kerne treten die complicirtesten Um-

bildungen auf. Diese beiden, obgleich an sich verschiedenen. Vorgänge gehen während der ganzen Kerntheilung mit einander Hand in Hand und bedingen sich gegenseitig. Ja, es scheint sogar, dass das Plasma den Kern zur Theilung anregt, da es sich zuerst sichtbar differenzirt, während die Strukturveränderungen am Kerne erst später auftreten, nachdem schon Cyto-Chylema in denselben bereits eingedrungen ist. Jedoch möchte ich nicht bestimmt behaupten, von wo die erste Anregung ausgeht, da ja auch am Kern, während oder sogar vor der Plasmadifferenzirung gewisse Veränderungen vorgehen könnten, welche unsichtbar bleiben. Ich neige mich vielmehr zu der Ansicht, dass diese Vorgänge, eben so wie sie später auf das tiefste in einander greifen, auch gleich bei ihrem Beginn sich gegenseitig hervorrufen.

Aus dem Gesagten geht, glaube ich, zur Genüge hervor, dass wir den ganzen Vorgang als eine Theilung zu bezeichnen haben, im Gegensatz zu GRUBER<sup>1</sup>, der ihn für eine Mittelstufe zwischen der gewöhnlichen Zweitheilung und der Sprossung auffasst, und dabei dem Kerne eine passive Rolle zuschreibt. GRUBER wurde zu dieser Ansicht dadurch geführt, dass er die entstandene Hervorstülpung für einen Theilspross hielt, in welchen die eine Kernhälfte nachträglich vom Plasma hinübergeleitet wird. Nach meinen Untersuchungen stellte es sich aber heraus, dass das Plasma der aus dem Mutterkörper gebildeten Hervorstülpung dem des zukünftigen Tochterindividuums durchaus nicht entspricht, und dass sie sich nicht etwa nur durch das Fehlen des Kerns, sondern auch sonst wesentlich von der anderen Hälfte unterscheidet. Gleichfalls entspricht jetzt auch der Inhalt der Mutterschale nicht dem der zukünftigen *Euglypha*. Erst nach stattgefundener Plasmacirkulation, die bei der Theilung des Kerns und des Plasma der hyalinen Zone anhebt, erfolgt die gleichmäßige Vertheilung des Inhalts auf beide Individuen, oder mit anderen Worten, die definitive Zelltheilung.

Was den Kern anbetrifft, so ist seine Rolle durchaus nicht passiv; gleich bei der ersten Anlage der Hervorstülpung erleidet er, eben so wie das hyaline Plasma, die verschiedensten Veränderungen, streckt sich darauf in die Länge und durchschnürt sich, sobald er mit dem einen Ende die Grenze der beiden Schalen erreicht. In der Tochterschale wandert der Tochterkern vollkommen selbständig, da ja zu dieser Zeit das Plasma in entgegengesetzter Richtung in die

<sup>1</sup> A. GRUBER, Theil. d. monoth. Rhiz. etc. I. c. pag. 118—121.

Mutterschale zu strömen beginnt. Es kann demnach keine Rede davon sein, dass das Protoplasma, wie GRUBER<sup>1</sup> behauptet, den Kern zur Theilung erst dann anregt, wann der Theilspross vollkommen aufgebaut ist. Die am Kern wahrzunehmenden Gestalts- und Strukturveränderungen, die von GRUBER<sup>2</sup> nicht beobachtet worden sind, widersprechen dieser Erklärung.

Beiläufig sei noch eines interessanten Vorganges erwähnt, der meine Erklärungen bestärkt und den ich mehrere Male zu beobachten Gelegenheit hatte. Nachdem nämlich die Theilung schon im Gange war, d. h. die Hervorstülpung gebildet und im Cytoplasma, gleichwie im Kerne gewisse Veränderungen aufgetreten waren, sistirten aus unbekannten Gründen die weiteren Veränderungen am Kern. Dieses ereignete sich zu der Zeit, als der Kern schon den netzigen Bau angenommen hatte, ja zuweilen sogar während des dichten und lockeren Knäuelstadiums. Die Hervorstülpung wuchs aber stetig. Der Kern verblieb einige Zeit in diesem Theilungsstadium und schlug bald darauf den rückläufigen Weg ein, der an die Rückbildung der Tochterkerne sehr erinnerte. Nachdem der Kern seinen bläschenförmigen Bau wieder erlangte, begann auch das in die Hervorstülpung hinübergetretene Plasma zurückzuströmen, bis es in die Mutterschale gänzlich eingezogen war. Es traten Pseudopodien auf und die neugebildete Schale wurde abgeworfen.

Wenden wir uns nun zu den Veränderungen, die der Euglyphakern bei der Theilung durchmacht und vergleichen die in der Zusammenfassung aufgezählten Resultate mit den Kernveränderungen, welche an thierischen und pflanzlichen Zellen während der indirekten Theilung auftreten, so sehen wir, dass dieselben so ziemlich mit einander übereinstimmen. Obgleich aber der ganze Theilungsprocess seiner Wesenheit nach derselbe ist, kommen doch bei der Theilung der Euglypha gewisse Eigenthümlichkeiten vor, die, so weit bekannt, nur bei den Zellen einiger Organismen und da nur theilweise auftreten. Gerade diese Eigenthümlichkeiten sind von besonderem Interesse, da sie auf eine Beziehung deuten, die zwischen der indirekten Theilung dieses Protozoons und der gleichen Theilung anderer Organismen existirt. Ich habe bereits bei der Besprechung der einzelnen Kerntheilungsfiguren, die ich mit entsprechenden Stadien anderer Objekte zusammenstellte und verglich, sie in Erwähnung gezogen und möchte

<sup>1</sup> A. GRUBER, Theil. b. Euglypha etc. l. c. pag. 437.

<sup>2</sup> Ebenda, vgl. Taf. XXIII. Fig. 2—6 und 15—17.



jetzt nur die wichtigsten von ihnen aufzählen. Vor allen Dingen ist es die Ansammlung des Cytoplasma um den Kern und die Erhaltung der Kernmembran während der ganzen Theilung. Diese Ansammlung beobachtet man bei thierischen Eiern und bei *Spirogyra*<sup>1</sup>, deren Kernmembran, wenn auch nicht während der ganzen Theilung, jedoch bedeutend länger, als bei anderen Zellen erhalten bleiben soll. Dann ist es der geringe Chromatingehalt des Kerns und das relativ späte Verschwinden des Nucleolus, die besonders an unserem Objekte auffallen. Diese Verhältnisse sind bei den niedersten Metazoen — der *Hydra*<sup>2</sup>, wie bei embryonalen Zellen höherer Thiere anzutreffen, ein Umstand, auf den auch PFITZNER<sup>3</sup> hingewiesen hat. Schließlich erwähne ich noch die deutliche Ausbildung der Polstrahlen und die auffallende Größe der Polkörperchen, welche ebenfalls ihren Höhepunkt bei den thierischen Eiern<sup>4</sup> und embryonalen Zellen (Embryosack von *Hyacinthus*) der Pflanzen<sup>5</sup> erreichen.

Somit sehen wir, dass diese charakteristischen Eigenthümlichkeiten nicht nur bei der Theilung der *Euglypha* vorkommen, sondern auch bei den niedersten Metazoen und niederen Pflanzen, eben so wie auch bei embryonalen Zellen höher entwickelter Individuen anzutreffen sind.

Es bleibt noch die interessante Frage zu entscheiden, ob der geschilderte Theilungsvorgang sich auch bei anderen Protozoen findet und ob er die Geltung eines für Protozoen typischen indirekten Theilungsprocesses hat.

Was zunächst die Rhizopoden betrifft, so wäre bei ihnen nach den Beobachtungen GRUBER's<sup>6</sup> keine typische karyokinetische Kerntheilung anzunehmen. Nach meinen Untersuchungen stellte sich jedoch das Gegentheil heraus. Da aber GRUBER angiebt, dass bei anderen monothalamen Rhizopoden, wie z. B. bei *Cyphoderia*, *Diffugia*, *Microgromia*, die Kerntheilung im Wesentlichen eben so wie bei *Euglypha* verläuft, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass auch bei ihnen der geschilderte Kerntheilungsmodus vorkommen muss.

<sup>1</sup> E. STRASBURGER, Zellbildung etc. l. c. pag. 173—175; auch Über Theilungsvorg. etc. l. c. pag. 524—525 und Kontroversen etc. l. c. pag. 50—52.

<sup>2</sup> W. PFITZNER, Beiträge z. Lehre etc. l. c.; auch Zur morphol. Bedeut. etc. l. c. pag. 21.

<sup>3</sup> W. PFITZNER, Kerntheil. b. d. Protoz. etc. l. c. pag. 463—464.

<sup>4</sup> H. FOL, Recherches etc. l. c. pag. 184. — E. VAN BENEDEN, Recherches etc. l. c. pag. 331 ff.

<sup>5</sup> E. STRASBURGER, Über d. Theilungsvorg. etc. l. c. pag. 226.

<sup>6</sup> A. GRUBER, 1) Theilungsvorg. b. *Euglyph.* etc. l. c. 2) Theil. d. monothal. etc. l. c.

Bei der Heliozoe *Actinosphaerium Eiehhorni* verläuft nach den Untersuchungen HERTWIG's<sup>1</sup> die Kerntheilung in einer Weise, die ebenfalls in den Bereich der Karyokinese zu stellen ist. Zwar kommen dabei manche Eigenthümlichkeiten vor, jedoch erinnern die Kerntheilungsfiguren im Ganzen an Bilder, welche bei der Theilung von Eizellen und Pflanzenzellen angetroffen werden. Auch ist nicht schwer zu ersehen, dass der Kerntheilungsprocess des *Actinosphaeriums* viel Gemeinsames mit dem der *Euglypha* besitzt: wie z. B. Ansammlung des Cytoplasma vor beginnender Theilung im Umkreise des Kerns und die darauf folgende polare Anordnung desselben; die Erhaltung der Kernmembran und die Gestaltsveränderungen des Kerns während der Theilung; das Auftreten der sogenannten Polplatten (die den Polkörperchen der *Euglypha* gleichzusetzen wären) und ihre spätere Verschmelzung mit der chromatischen Substanz des Kerns. Eine Abweichung zeigt dagegen die Entstehung und die Gestalt der Kernplatte und der Spindelfasern. Die Kernplatte soll bei *Actinosphaerium*<sup>2</sup> als »einheitliches Element« entstehen und aus Stäbchen aufgebaut werden, »die aus einzelnen chromatischen Körnern bestehen«. Bei der Sonderung der Chromatinkörnchen »bleiben die die Grundlage der Kernfäden bildenden Achromatinfäden zurück«, welche nicht zu den Polen convergiren, sondern in der Richtung der Theilungsachse parallel zu einander angeordnet sind.

Über die Kerntheilung der Radiolarien sind unsere Kenntnisse sehr mangelhaft. Die einzige Angabe rührt von BRANDT<sup>3</sup> her und bezieht sich auf die Kerne der Collosphäriden. Während der Stadien der Anisosporen-Bildung bemerkt man, dass der Kern sich in eine stärker und schwächer färbbare Substanz differenzirt. Die letztere bildet eine Grundmasse, in welche die chromatische Substanz in Form von kurzen Fäden eingelagert ist. Bei der Theilung streckt sich der Kern in die Länge, die chromatischen Kernfäden ordnen sich parallel zu einander und es erfolgt eine Durchschnürung in der Mitte. Immerhin kann man, namentlich durch den Vergleich der angeführten Abbildungen, ersehen, dass der ganze Vorgang dem der indirekten Theilung im Wesentlichen analog ist.

Wenig erforscht ist gegenwärtig noch die Kerntheilung der Flagellaten. Neuerdings gelang es aber einigen Forschern gewisse

<sup>1</sup> R. HERTWIG, Über d. Kerntheil. b. *Actinosph.* etc. I. c.

<sup>2</sup> R. HERTWIG, Über d. Kernth. etc. I. c. pag. 508.

<sup>3</sup> K. BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Berlin 1885. pag. 26. Taf. V Fig. 33, 49, 50, 53 und 56.

Theilungsvorgänge wahrzunehmen. nach welchen man schließen kann, dass die Kerntheilung hier ebenfalls der indirekten anzuschließen wäre. So beobachtete BLOCHMANN<sup>1</sup>, dass die Kerntheilung von *Oxyrrhis* von einer längsstreifigen Differenzirung begleitet wird. FISCH<sup>2</sup> fand, dass in den sich zur Theilung anschickenden Kernen von *Codosiga Botrytis*, nach dem Verschwinden des Kernkörperchens, chromatische Fadenstücke auftreten, die zuerst einen verworrenen Verlauf besitzen. Sie nehmen bald an Dicke beträchtlich zu und ordnen sich, bei beginnender Kernstreckung parallel zu einander, wodurch ein Fadenbündel gebildet wird. Im weiteren Verlauf wird der Fadenbündel in der Mitte durchgeschnürt und die beiden Bündelhälften weichen aus einander; es erfolgt, unter biskuitförmiger Einschnürung die Zweitheilung des Kerns und weiter darauf die Rückbildung der chromatischen Fäden. Die Bildung einer Kernplatte wird aber von FISCH<sup>3</sup> mit Bestimmtheit in Abrede gestellt, was mir doch sehr zweifelhaft zu sein scheint, denn es gelang BÜTSCHLI<sup>4</sup> bei einer gelegentlichen Untersuchung der *Euglena viridis*, während der Kerntheilung derselben, nicht nur eine zarte Kernplatte, sondern auch eine deutliche Spindel zu beobachten. — Schließlich wäre noch der Kerntheilungsvorgang zu erwähnen, welcher von ROBIN<sup>5</sup> bei der Knospenbildung der *Noctiluca* beobachtet wurde. Zu Anfang der Theilung streckt sich der Kern in die Länge und nimmt die Gestalt eines Cylinders an, dessen Enden abgerundet sind, wobei sein Inhalt gleichmäßig feinkörnig wird. Darauf treten in der Mittelregion des Kerns feine farblose Längsfäden (achromatische Spindelfasern) auf, wogegen die abgerundeten Enden ihre Struktur beibehalten. Schließlich durchreißen die Spindelfasern in der Mitte und werden in die, aus der Theilung hervorgegangenen Kerne eingezogen. Von einer Kernplatte oder etwaigen Verdickungen der chromatischen Substanz an den Spindelfasern konnte ROBIN nichts beobachten. Nach der Analogie mit den Kerntheilungsvorgängen anderer Protozoen wäre man aber berechtigt, das Auftreten

<sup>1</sup> F. BLOCHMANN, Bemerkungen über einige Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884. pag. 48.

<sup>2</sup> C. FISCH, Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885. pag. 55—56.

<sup>3</sup> C. FISCH, l. c. pag. 94.

<sup>4</sup> O. BÜTSCHLI, Klassen und Ordnungen etc. l. c. pag. 743.

<sup>5</sup> CH. ROBIN, Recherches sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1878. pag. 588 ff.



der Kernplatte auch in diesem Falle zu erwarten. Aus diesem Grunde möchte ich mich der von BÜTSCHLI<sup>1</sup> ausgesprochenen Vermuthung anschließen, dass das Stadium der Kernplatte von ROBIN übersehen wurde und dass die geschilderten Stadien nichts Anderes, als weiter fortgeschrittene Zustände — die Anfangsstadien der Tochterkerne darstellen.

Am eingehendsten sind die Theilungsvorgänge der Infusorienkerne bekannt, an welchen auch die indirekte Theilung von BÜTSCHLI zuerst erkannt wurde. Es würde mich zu weit führen, auf die einzelnen interessanten Vorgänge einzugehen, die sich während der Theilung der Nucleoli verschiedener Infusorien abspielen; ich möchte nur die wichtigsten Phasen der Theilung kurz erwähnen. Nach BÜTSCHLI's<sup>2</sup> Untersuchungen stellte es sich heraus, dass die Substanz des Nucleolus vieler Infusorien schon im normalen Zustande in einen chromatischen (streifig-körnigen) und achromatischen Abschnitt geschieden ist. Bei Beginn der Theilung differenzirt sich die achromatische Substanz in zarte Fasern, denen die chromatischen Körner anliegen. In weiteren Stadien treten die zarten Fasern auch am anderen Ende des Nucleolus zum Vorschein, wodurch eine achromatische Kernspindel, deren Fasern zu den Polen convergiren, angelegt wird. Die chromatischen Elemente beschränken sich auf die Mittelzone des Nucleolus und bilden die sogenannte Kernplatte; dieselbe theilt sich im Äquator und die beiden Hälften rücken zu den Polen aus einander. Bald darauf erfolgt die Theilung der ganzen Spindel. — Die Theilung der Nuclei (Hauptkerne) derselben Infusorien<sup>3</sup> geschieht auf eine viel einfachere Weise. Die feinnetzige Struktur des ruhenden Kerns geht in eine feinfaserige (Knäuelform) über, worauf dann unter Längsstreckung des Kerns die Zweitheilung desselben erfolgt. Etwas anders verhält es sich mit den Kernen der Spirochona, wie die Untersuchungen HERTWIG's<sup>4</sup> gezeigt haben. Bei diesem Infusor kann man am ruhenden Kern ebenfalls zwei Abschnitte, einen vorderen, körnigen — nach PLATE<sup>5</sup> chromatinhaltigen und hinteren, homogenen — achromati-

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Klassen und Ordnungen etc. I. c. pag. 1070.

<sup>2</sup> O. BÜTSCHLI, Studien etc. I. c. pag. 80 ff. u. a. a. O.

<sup>3</sup> O. BÜTSCHLI, Studien etc. I. c. pag. 69—70.

<sup>4</sup> R. HERTWIG, Über d. Bau u. Entwickl. d. Spiroch. etc. I. c.

<sup>5</sup> L. PLATE, Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1885. pag. 201.

schen, unterscheiden. Die ersten Veränderungen, welche die Theilung des Kerns einleiten, bestehen nun darin, dass die körnige Substanz die hyaline ringförmig umgiebt. Darauf tritt die Substanz des ersteren in die des zweiten hinein, wodurch der Kern einen strahligen Bau erhält. Daraus soll nach HERTWIG<sup>1</sup> eine Kernform resultiren, an der man folgende fünf Abschnitte unterscheiden kann: zwei homogene Endplatten (die mit den Polplatten der Actinosphaeriumkerne oder mit dem Polkörperchen der Euglyphakerne zu vergleichen wären), dann zwei gestreifte Partien und endlich eine körnige Mittelplatte, welche HERTWIG mit der Kernplatte vergleicht. Es erfolgt darauf eine Streckung des Kerns, die mit der Durchschnürung desselben im Äquator der Mittelplatte abschließt, wodurch der Kern in zwei Tochterkerne zerfällt. BALBIANI<sup>2</sup> vermuthet, dass HERTWIG den Umbildungsprocess der körnigen Kernsubstanz in Fäden, so wie das Auftreten der Kernplatte nicht beobachtet hat, da ja die Mittelzone durchaus nicht der Kernplatte entspricht. Vielmehr sehen die beiden streifigen Abschnitte wie aus einander gewichene Theile der Kernplatte aus. Die erwähnte Vermuthung BALBIANI's scheint mir vollkommen gerechtfertigt zu sein, aus denselben Gründen, welche ich bereits bei der Besprechung der Theilungsstadien der Noctilucakerne erwähnt habe. Dies um so mehr, da HERTWIG<sup>3</sup> selbst sagt, dass die Umgestaltungen des Kerns »nicht an ein und demselben Objekte verfolgt, sondern durch Kombination zahlreicher verschiedener Bilder erschlossen« wurden. Endlich möchte ich noch die Beobachtungen PFITZNER's<sup>4</sup> über die Kerne von *Opalina ranarum* kurz erwähnen. Es scheint mir dies um so mehr geboten, da der ganze Verlauf der Theilung, eben so wie die einzelnen Kerntheilungsfiguren vollkommen mit meinen Beobachtungen übereinstimmen. Die einzige Abweichung besteht nur darin, dass PFITZNER nichts von Polstrahlen und vom Polkörperchen sehen konnte.

Vergleicht man nun die Kerntheilungsarten der eben besprochenen verschiedenen Protozoenklassen, so wäre man berechtigt für dieselben einen indirekten Kerntheilungsvorgang anzunehmen. Es lässt sich aber durchaus kein einheitlicher Typus der Karyokinese für sämtliche bis jetzt untersuchte Protozoen aufstellen. So finden wir

<sup>1</sup> R. HERTWIG, Über Spiroch. etc. 1. c. pag. 166.

<sup>2</sup> E. BALBIANI, Les organismes unicellulaires. Journ. de micrographie. 1881. Nr. 11. pag. 436—437.

<sup>3</sup> R. HERTWIG, Über Spiroch. etc. 1. c. pag. 160.

<sup>4</sup> W. PFITZNER, Kernth. b. d. Protoz. etc. 1. c.

z. B., dass bei einigen Protozoen die chromatische und achromatische Substanz schon im ruhenden Kerne von einander geschieden sein kann, wogegen bei anderen diese Scheidung erst während der Kerntheilung erfolgt. Eine weitere und hauptsächlich Verschiedenheit besteht in der Entstehung und Ausbildung der Kerntheilungsfiguren. So sehen wir bei den einen (die Richtigkeit der bezüglichen Beobachtungen vorausgesetzt), dass im Kerne zuerst parallele Fäden auftreten, welche aus feinen Strängen achromatischer Substanz bestehen, denen die Chromatinkörnchen anliegen: die letzteren vereinigen sich in der Mittelzone und bilden Elemente, welche die Kernplatte aufbauen. Bei anderen dagegen (Euglypha, Opalina) gehen die chromatischen Fäden aus dem Netzgerüste des Kerns hervor, und werden zu Schleifen umgebogen, welche durch ihre Anordnung in der Äquatorialebene die Sternform resp. die Kernplatte zur Ausbildung bringen, worauf erst später die achromatische Kernspindel entsteht.

Ob der indirekte Theilungsvorgang bei sämtlichen Protozoen vorkommt, ist vorläufig schwer zu entscheiden, da unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete zu unvollkommen sind. Ich möchte aber die Vermuthung aussprechen, dass entsprechend der Verschiedenheit in der Organisation, welche wir bei den Protozoen trotz ihrer Einzelligkeit finden, auch ihre Kerntheilungsvorgänge eine größere Mannigfaltigkeit, als diejenigen der thierischen und pflanzlichen Gewebezellen besitzen müssen.

Zum Schluss halte ich es für eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. BÜTSCHLI, eben so wie Herrn Dr. BLOCHMANN für das hohe Interesse, welches sie an meiner Arbeit bezeugten sowie die mir durch Rath und That erwiesene Unterstützung innigst zu danken.

### Anhang.

Ich möchte noch die Messungen, welche ich an den sich theilenden Kernen anstellte und die Berechnung der Kernvolumina kurz angeben. Die Messungen wurden mit einem ZEISS'schen Ocularmikrometer 2 bei HARTNACK's homog. Immers.  $\frac{1}{18}$  unternommen; jeder Theilstrich  $t$  der Mikrometerskala entspricht 0,0012 mm.

Bis zur Sonnenform besitzt der Kern eine kugelige Gestalt. Ich überzeugte mich davon durch Messungen des Durchmessers in verschiedenen Lagen, welche durch Wälzung des Objectes veranstaltet wurden. Der Radius  $r$  des ruhenden Kerns (entsprechend



Taf. VI Fig. 1) beträgt durchschnittlich  $7t = 0,0084$  mm; demnach wäre sein Volumen  $V = \frac{4}{3} \pi r^3 = 0,00000248$  cmm; der Radius vergrößert sich stetig, bis er gleich  $0,0114$  mm wird (entsprechend Taf. II Fig. 8), demnach wäre sein jetziges Volumen  $V' = 0,0000062$  cmm. Jetzt plattet sich die Kugel zu einem Rotationsellipsoid ab, welches zuerst ein abgeplattetes (entsprechend Taf. VII Fig. 9—10) ist und dann zu einem gestreckten (entsprechend Taf. VII Fig. 11—16) wird. Von der erwähnten Körperform überzeugte ich mich dadurch, dass ich die Projektionen des Kerns von verschiedenen Seiten sorgfältig mit dem ZEISS'schen Zeichenapparate abbildete und die erhaltenen Kurven untersuchte. Die Untersuchung derselben ergab immer eine Ellipse; selbstredend projicirte sich der Kern von den Polen als ein Kreis. Nennt man die Rotationshalbachse resp. die Theilungshalbachse —  $b$  (bei dem abgeplatteten Rotationsellipsoid also die kleine Halbachse, beim gestreckten die große), dagegen die Äquatorialhalbachsen —  $a$  (beim abgeplatteten die große Halbachse, beim gestreckten die kleine), so ist das Volumen des Rotationsellipsoids  $V'' = \frac{4}{3} \pi a^2 b$ .

Setzt man in diese Gleichung die Werthe von  $b = 0,0108$  mm und  $a = 0,012$  mm ein, die sich aus der Messung der zum Rotationsellipsoid sich abgeplatteten Kugel ergeben, so bekommt man  $V'' = 0,0000065$  cmm. Obgleich das Volumen des Rotationsellipsoids  $V''$  um  $0,0000003$  cmm größer als das der Kugel  $V$  ist, so ist man doch berechtigt, von der Gleichheit ihrer Volumina zu sprechen und zwar aus folgenden Gründen. Die Zahlen, welche die Länge des Radius, resp. der Achsen angeben, sind nur annähernd, da man auf der Mikrometerskala nur die Theilstriche und nicht die Theile derselben ablesen kann. Bestimmen wir nun den Fehler, auf welchen unser Volumen zu korrigiren wäre.

Es sei  $x$  der Radius der Kugel, dann ist ihr Volumen  $K = \frac{4}{3} \pi x^3$ ; es sei ferner  $n$  der Fehler, auf welchen  $x$  größer oder kleiner genommen wurde, dann ist das jetzige Volumen

$$K' = \frac{4}{3} \pi (x \pm n)^3 = \frac{4}{3} \pi (x^3 \pm 3x^2n + 3xn^2 \pm n^3).$$

Subtrahirt man die erste Gleichung von der zweiten, so bekommen wir den Fehler  $D$  für das Volumen

$$K' - K = D = \frac{4}{3} \pi (\pm 3x^2n + 3xn^2 \pm n^3);$$

bei der Kleinheit von  $n$  können wir die zwei letzten Glieder der Gleichung außer Betracht lassen, dann ist  $D = \pm 4\pi x^2 n$ . Auf diesen Ausdruck wäre unser Volumen  $V$ , zu korrigiren. Bei der Messung des Durchmessers kann man sich leicht auf einen halben Theilstrich  $= 0,0006$  mm, für den Radius also auf  $0,0003$  mm  $= n$  irren; dann wäre bei  $x = 0,0114$  mm unser Fehler  $D = \pm 0,0000005$  cmm. Die Differenz  $V'' - V$ , beträgt aber  $0,0000003$  cmm, in Folge dessen wir sagen können, dass die beiden Volumina gleich sind.

Auf die beschriebene Weise kann man die Volumina der übrigen, aus dieser Form entstehenden Rotationsellipsoide (entsprechend Taf. VII Fig. 10—16) berechnen und in ihrer Konstanz sich überzeugen. Weit einfacher kommt man aber zu diesem Schlusse durch folgende Überlegung.

Gesetzt das Rotationsellipsoid behalte bei allen Gestaltsveränderungen, die durch die verschiedenen Längen der Halbachsen bedingt werden, dasselbe Volumen  $W$ ;

$$\text{dasselbe ist } W = \frac{4}{3}\pi a^2 b.$$

Differenzirt man diese Gleichung (indem man  $a$  und  $b$  als Variabeln und  $W$  als Konstante auffasst), so erhält man

$$\frac{4}{3}\pi (b \cdot 2a da + a^2 db) = 0$$

hieraus folgt  $\frac{da}{db} = -\frac{a}{2b}$ .

Diese Formel ist bei der Berechnung der Halbachsen für benachbarte Gestaltsveränderungen des Kerns mit ziemlich großer Genauigkeit anzuwenden.

Wenn also die eine Halbachse um eine Einheit zu- oder abnimmt, wird die andere Halbachse um  $\frac{a}{2b}$  ab- oder zunehmen.

Folglich wenn die Theilungshalbachse  $b$  (in unserem Falle die kleine Halbachse des Ellipsoids)  $= 0,0108$  mm, und die Äquatorialhalbachse  $a$  (große Halbachse)  $= 0,012$  mm war, und die erste um  $0,0012$  mm abgenommen hat, so muss nach der obigen Formel, wenn das Volumen konstant bleiben soll, die zweite um

$$db \frac{a}{2b} = 0,0012 \frac{0,012}{0,0216} = 0,0006 \text{ mm}$$

zunehmen, das heißt die Halbachse  $a = 0,0126$  mm werden, was auch mit der Beobachtung übereinstimmt.

In der beifolgenden Tabelle führe ich die verschiedenen Längen der beiden Halbachsen von sieben auf einander folgenden Stadien an.

Reihenfolge der Stadien.	Längen der Halbachse <i>b</i> nach der Beobachtung.	Längen der Halbachse <i>a</i> nach der Beobachtung.	Längen der Halbachse <i>a</i> nach der Berechnung.
I	0,0108 mm	0,012 mm	
II	0,0096 -	0,0126 -	0,01266 mm
III	0,0108 -	0,012 -	0,01182 -
IV	0,012 -	0,0114 -	0,01134 -
V	0,0138 -	0,0102 -	0,01054 -
VI	0,0156 -	0,0096 -	0,00953 -
VII	0,0168 -	0,00924 -	0,009231 -

Durch den Vergleich der entsprechenden Zahlen der dritten und vierten Kolonne ist zu ersehen, dass das Volumen des Kerns von der Sonnenform bis zur Zweitheilung des Kerns konstant bleiben muss.

Während der Durchschnürung des Kerns (biskuitförmige Gestalt) und in den darauffolgenden Stadien fällt es schwer, wegen der unregelmäßigen Gestalt desselben, das Volumen zu bestimmen. Es wird aber wieder möglich zur Zeit der Rückbildung der Tochterkerne, wenn sie die kugelige Gestalt von Neuem bekommen. Dann beträgt ihr Radius  $r = 0,009$  mm, folglich ist das Volumen des einen  $= 0,00000305$  cmm und die Volumina der beiden  $= 0,0000061$  cmm. Zieht man noch den bei der Messung eines jeden Tochterkerns möglichen Fehler  $\pm 4\pi x^2 n = \pm 0,0000003$  cmm in Betracht, so ergibt sich, dass die Summe der beiden Volumina gleich dem Volumen ist, welches das Rotationsellipsoid vor der Theilung besaß; folglich muss auch das Volumen des Kerns bei der Theilung konstant geblieben sein. Bei der weiteren Rückbildung der Tochterkerne findet eine Volumverminderung statt; der Radius verkleinert sich stetig, bis er  $= 0,0084$  mm wird, so dass das Volumen jedes Tochterkerns dem Volumen, welches der ruhende Kern besaß (zuweilen annähernd), gleich wird.

Heidelberg, im Februar 1887.



## Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen sind bei ZEISS'schem Instrumente Stativ II (165 mm Tubuslänge) unter Anwendung des Beleuchtungsapparates von ABBÉ gezeichnet worden. Die Figuren auf Taf. VI sind nach lebenden Thieren, die auf Taf. VII nach Präparaten entworfen. Die Vergrößerungen betragen: Taf. VI Fig. 1—13 circa 700 mal (SEIBERT's homog. Immers.  $\frac{1}{12}''$ ); Taf. VII Fig. 1—23 und 27 circa 1200 mal (HARTNACK's homog. Immers.  $\frac{1}{18}''$ ). Der Deutlichkeit der feineren Strukturverhältnisse wegen sind Fig. 24, 25 und 26 noch vergrößert worden.

### Bedeutung der Buchstaben:

- a.* Amylonkörner,
- Ch.* Cyto-Hyaloplasma,
- Cm.* Cyto-Mikrosomen,
- Cch.* Cyto-Chylema,
- C.V.* kontraktile Vacuole,
- e.* Exkretkörnchen,
- n.* Nucleus,
- ncl.* Nucleolus,
- nk.* Nahrungskörper,
- ps.* Pseudopodien,
- Sp.* Schalenplättchen,
- A.Z.* alveoläre Zone,
- K.Z.* Körnerzone,
- H.Z.* hyaline Zone.

### Tafel VI.

- Fig. 1. Eine zur Theilung sich anschickende Euglypha.
- Fig. 2. Beginn der Theilung (etwa nach fünf Minuten). Das Plasma der alveolären Zone tritt aus der Schalenmündung hervor und wird von Schalenplättchen dachziegelartig überdeckt. Das Plasma der hyalinen Zone hat an Volumen zugenommen und sich in zwei Schichten gesondert. Der Kern besitzt einen feinnetzigen Bau; der Nucleolus deutlich.
- Fig. 3. Weiteres Stadium — circa fünfzehn Minuten nach vorhergehendem. Der Kern besitzt einen faserigen Bau — feinfaserige, dichte Knäuelform. Der Nucleolus im Verschwinden begriffen.

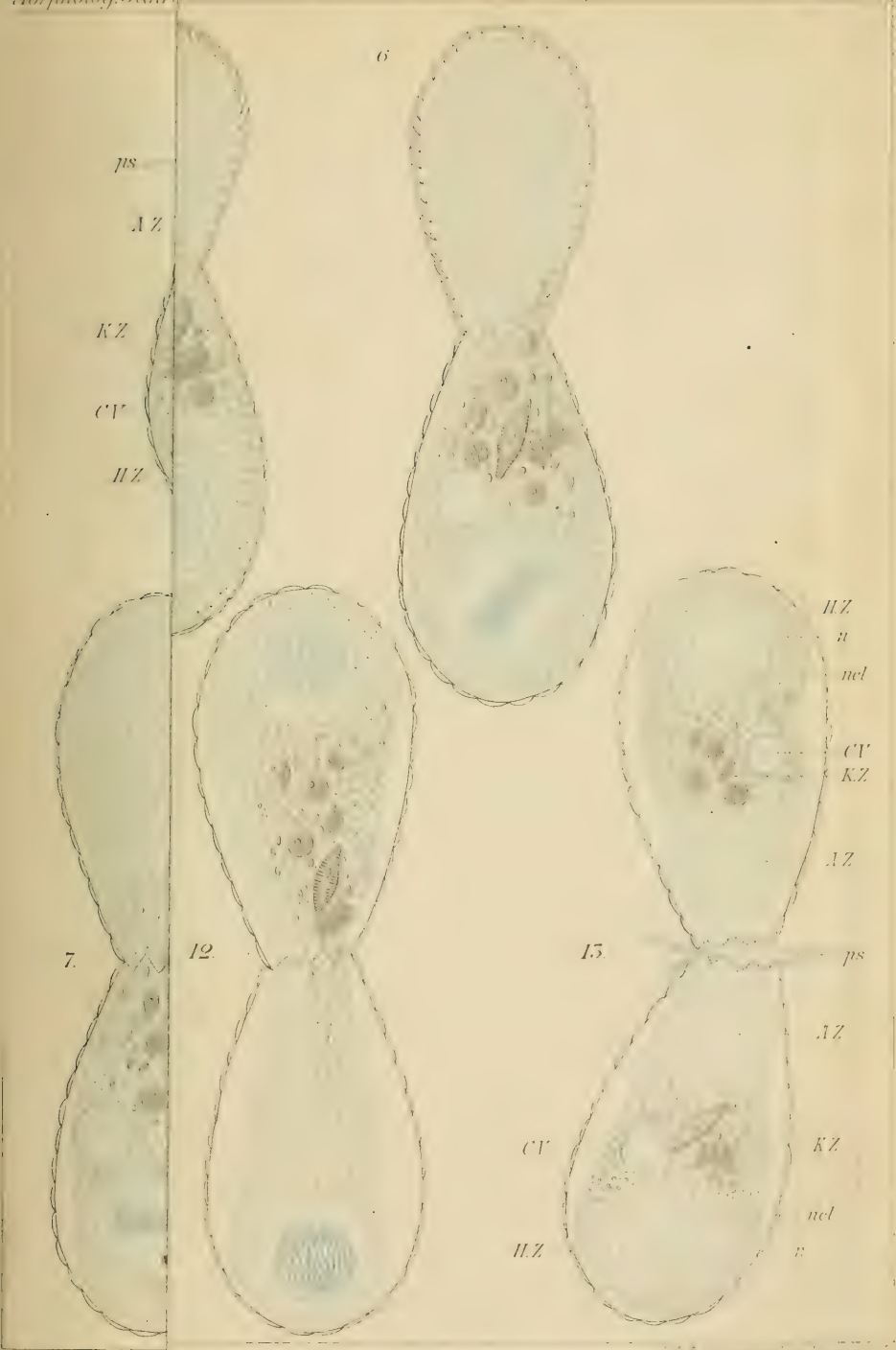
- Fig. 4. Zehn Minuten nachher. Das den Kern umgebende Cytoplasma nimmt eine strahlige Anordnung an. Die Kernfäden, die zu Schleifen umgebogen sind, begeben sich zum Centrum des Kerns, wobei ihre Schenkel eine radiäre Lage bekommen — Sonnenform.
- Fig. 5. Fünf Minuten nachher. Amüboide Bewegungen des Kerns.
- Fig. 6. Zehn Minuten nachher. Das Plasma des helleren Abschnittes der hyalinen Zone hat sich an zwei entgegengesetzten Enden des Kerns konzentriert. Der Kern plattet sich zu einem Rotationsellipsoid ab und die Schleifen lagern sich zu beiden Seiten der Äquatorialebene — Anfangsstadium der Sternform. Entstehung der Polstrahlen, des Polkörperchens und der achromatischen Spindelfasern.
- Fig. 7. Fünfzehn Minuten nachher. Die neue Schale des zukünftigen Tochterindividuums vollkommen aufgebaut, in welche das Plasma der alveolären Zone übergewandert ist. Der Kern hat seine Lage verändert, so dass jetzt seine Theilungsachse in die Richtung der Längsachse fällt. An jedem Pole bemerkt man eine Delle, aus der das Polkörperchen höckerförmig hervorsteht. Die achromatische Kernspindel ausgebildet; die chromatischen Schleifen verkürzen und verdicken ihre Schenkel.
- Fig. 8. Zwanzig Minuten nachher. Die kontraktile Vacuole verschwunden. Der Kern hat die Gestalt eines gestreckten Rotationsellipsoids angenommen. Die Schleifen verkürzt und bandförmig.
- Fig. 9. Zehn Minuten nachher. Das Plasma der Körnerzone ist in die neue Schale übergetreten, im Mutterthiere bleibt nur das Plasma der hyalinen Zone und der Kern zurück. Die Schleifen sind gespalten und stehen rechtwinklig zur Äquatorialebene. Folge der Umordnung — Tonnenform.
- Fig. 10. Fünf Minuten nachher. Durchschnürung des Kerns; er besitzt eine biskuitförmige Gestalt und rückt oralwärts. Die Schleifen an den beiden Polen.
- Fig. 11. Fünf Minuten nachher. Der Kern in zwei Tochterkerne zerfallen, von denen einer in die Tochterschale übergewandert ist. Jeder Tochterkern vom Plasma der hyalinen Zone umgeben. Das Polkörperchen wird in den Kern eingezogen. Stadium der Tochtersonnen. Beginn der Plasmacirkulation.
- Fig. 12. Fünf Minuten nachher. Die chromatischen Schleifen werden zu Fäden ausgestreckt, von denen zarte Fortsätze auszugehen beginnen. Der Nucleolus tritt wieder auf. Tochterknäuel des Kerns.
- Fig. 13. Zwanzig Minuten nachher. Trennung der Thiere. Ihr Cytoplasma wieder in drei Zonen angeordnet. Der Kern bläschenförmig. Es treten kontraktile Vacuolen und Pseudopodien auf.

#### Tafel VII.

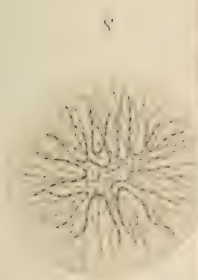
- Fig. 1. Feinmaschige Netzstruktur des Kerns. Nucleolus deutlich.
- Fig. 2. Grobmaschige Netzstruktur des Kerns; Knotenpunkte des Netzwerks dicker, darin feine Körnchen. Nucleolus nicht so scharf begrenzt.
- Fig. 3. Feinfaseriger Bau des Kerns; die zackigen Fäden besitzen einen verworrenen Verlauf; die sogenannte dichte Knäuelform.
- Fig. 4. Die Fäden werden glattrandig und strecken sich in einer Richtung parallel zu einander. Nucleolus undeutlich.

- Fig. 5. Verkürzung und Verdickung der Fäden — die sogenannte lockere Knäelform. Beginn der Umbiegung zu Schleifen. Nucleolus im Verschwinden begriffen.
- Fig. 6. Sonnenform. Die Schleifen durch zarte Fädchen mit einander verbunden.
- Fig. 7. Etwas ältere Sonnenform.
- Fig. 8. Übergangsstadium der Sonnenform zur Sternform. Beginn der Abplattung des Kerns.
- Fig. 9. Anfangsstadium der Sternform.
- Fig. 10. Auftreten der achromatischen Kernspindel; volle Ausbildung der Sternform.
- Fig. 11. Älteres Stadium der Sternform.
- Fig. 12. Spaltung der Chromatinkugeln der Schleifen.
- Fig. 13. Beginn der Längsspaltung der Schleifen und der damit verbundenen Umordnung.
- Fig. 14. Tonnenform.
- Fig. 15. Auseinanderweichen der Tochter Schleifen. Die Kernspindel kontinuierlich von Pol zu Pol.
- Fig. 16. Tochtersterne. Durchreißen der achromatischen Spindelfasern in der Mitte.
- Fig. 17. Durchschnürung des Kerns in der Äquatorialgegend.
- Fig. 18. Weiter vorgerückte Durchschnürung — der Kern biskuitförmig. Tochtersonnen.
- Fig. 19. Ein Tochterkern so eben aus der Theilung hervorgegangen.
- Fig. 20—21. Rückbildungen des Tochterkerns. Tochterknäuel.
- Fig. 22. Älteres Stadium des Tochterknäuels. Auftreten des Nucleolus.
- Fig. 23. Grobmaschiges Netzgerüst des Tochterkerns.
- Fig. 24. Einzelne Fäden aus dem Stadium der Fig. 3. Von den dichteren Stellen derselben gehen zahlreiche Fortsätze aus, die mit gleichen — benachbarter Fäden in Verbindung treten; daher gezacktes Aussehen der Fäden.
- Fig. 25. Glattrandig gewordene Fäden, bestehend aus abwechselnd hinter einander gelegenen dunkleren und helleren Scheiben. Die dunkleren durch feine Fädchen mit einander verbunden.
- Fig. 26 a. Polansicht des Kerns; in der Mitte das hückerförmige Polkörperchen aus der Delle hervorragend; man sieht einzelne dunkle Punkte auf dem Polkörperchen und in der Delle; die ersteren sind die Ansatzstellen der Polstrahlen, die zweiten die der achromatischen Spindelfasern.
- Fig. 26 b. Seitenansicht. Das Polkörperchen in der Delle liegend. Konvergierend zu ihm die Polstrahlen und divergierend von ihm die achromatischen Spindelfasern.
- Fig. 27. Ansicht der Fig. 10 bei hoher Einstellung. Die dunklen Punkte — die Enden der Schleifenschenkel; zwischen ihnen die Verbindungsfädchen.

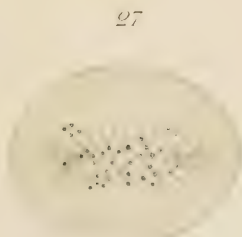




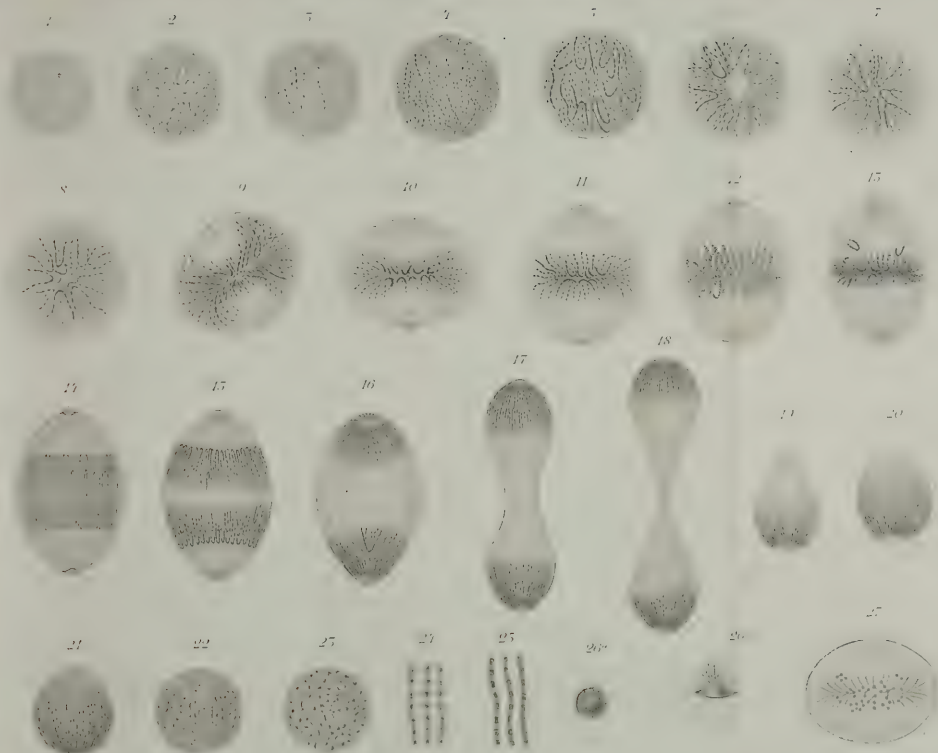




26







# Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel.

Von

**Ernst Mehnert,**

stud. med. in Dorpat.

---

Mit Tafel VIII—X und 4 Figuren im Text.

---

Die vorliegende Untersuchung wurde veranlasst durch eine Preisaufgabe, welche die medicinische Fakultät der Universität Dorpat für das Jahr 1886 gestellt hatte. Es sollte mit Berücksichtigung der vom Standpunkte der Descendenzlehre sich ergebenden Fragen der Entwicklungsmodus und die Zusammensetzung des Os pelvis der Vögel festgestellt werden.

Obgleich dieses Thema, wie bekannt, mehrfach bearbeitet worden ist, widersprechen die bisher veröffentlichten Resultate einander doch der Art, dass noch kürzlich DAMES mit Recht sagen konnte, die Morphologie des Vogelbeckens sei wohl noch einer der unklarsten Punkte in der Morphologie des Vogelskelets überhaupt; fast kein Autor stimme mit dem anderen überein.

Die Bearbeitung der gegebenen Aufgabe habe ich in dem vergleichend-anatomischen Institute der hiesigen Universität ausgeführt und dem Ergebnis meiner Untersuchung wurde von der medicinischen Fakultät der Preis zuerkannt.

Bei meiner Untersuchung habe ich mich vor Allem bemüht, erneute Beobachtungen über die embryonale Entwicklung des Os pelvis verschiedener Vogelarten anzustellen und alsdann habe ich hinsichtlich der Frage nach der Phylogenie dieses Skeletttheiles die bei Vögeln angetroffenen Befunde nur mit dem Verhalten der zunächst

zu berücksichtigenden Objekte — der fossilen Vögel sowie der jetzt lebenden und fossilen Reptilien — verglichen. Es scheint mir, dass ein Theil der Meinungsverschiedenheiten der Autoren darauf zurückzuführen ist, dass relativ weit von einander getrennte Formen direkt mit einander verglichen wurden. Ich war daher bestrebt, zunächst innerhalb engerer Grenzen zu einem möglichst sicheren Ergebnis zu gelangen, welches für eine eventuell später auszuführende Untersuchung über die Phylogenie des Os pelvis sämtlicher Wirbelthiere benutzt werden könnte.

Vergleichen wir, um zu einer präzisen Fragestellung zu gelangen, das Os pelvis eines jungen Vogels (Fig. I des beistehenden Holzschnittes), bei welchem durch den Ossifikationsprocess drei Bestandtheile abgegrenzt sind, mit dem Os pelvis eines Reptils<sup>1</sup> (Fig. II des Holzschnittes) und berücksichtigen wir die Angaben, welche über die Zusammensetzung beider Skeletbestandtheile, sowie über

Fig. I.

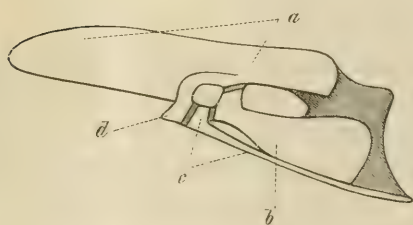
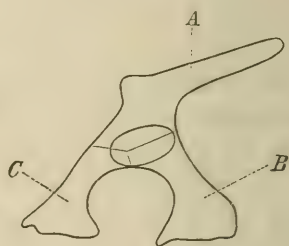


Fig. II.



die specielle Homologie der Bestandtheile derselben gemacht worden sind, so ergibt sich, dass allgemein anerkannt ist, die Abschnitte *a* und *A* seien einander homolog und als Ilium, eben so seien die Abschnitte *b* und *B* einander homolog und als Ischium zu bezeichnen. (Die Ansichten von GEOFFROY SAINT-HILAIRE, GRATIOLET und GORSKI sind wohl als gänzlich verlassen anzusehen.) Was dagegen den beim Vogel mit *c* und den beim Reptil mit *C* bezeichneten Abschnitt anlangt, so ist es lange Zeit nicht fraglich gewesen, dass diese Abschnitte einander homolog wären und als Pubis zu bezeichnen

<sup>1</sup> Ich habe das Os pelvis von einem Saurier gewählt, weil hier die drei Bestandtheile sich scharf gegen einander abgrenzen lassen. In den meisten Abhandlungen wird zwar das Os pelvis eines Krokodils als Vergleichsobjekt benutzt, es scheint mir dieses Objekt jedoch nicht ohne Weiteres benutzbar, weil über die Natur des Knorpels, der das Schambein von der Pfanne ausschließt, verschiedene Auffassungen herrschen.



seien. MECKEL<sup>1</sup>, CUVIER<sup>2</sup>, OWEN<sup>3</sup>, HUXLEY<sup>4</sup>, GEGENBAUR<sup>5</sup> sind als Vertreter dieser Auffassung hervorgetreten.

Diese Auffassung fand eine Bestätigung durch eine Untersuchung ALEX. VON BUNGE'S<sup>6</sup>. BUNGE untersuchte die Entwicklung des Os pelvis am Hühnchen, um zu entscheiden, ob das Pubis sich den anderen Bestandtheilen gegenüber selbständig anlege; er fand, dass in der That eine selbständige Anlage des Pubis sich konstatiren lässt und somit das Pubis der Vögel in dieser Hinsicht übereinstimmt mit dem Pubis der Krokodilinen, welches gleichfalls relativ selbständig den anderen Bestandtheilen des Os pelvis gegenüber dasteht. BUNGE beobachtete, dass das Pubis und das Ischium in den frühesten Stadien fast senkrecht zur Längsachse des Ilium stehen, somit eine Stellung einnehmen, welche sich der Stellung des Pubis und des Ischium bei jetzt lebenden Reptilien nähert. Ischium und Ilium fand BUNGE beim Huhne stets verschmolzen, bei der Ente jedoch fand er das Ischium auch vom Ilium getrennt. BUNGE beobachtete, dass das Pubis und das Ischium die Stellung senkrecht zur Längsachse des Ilium in späteren Entwicklungsstadien verlassen, und mit ihren Längsachsen sich derart zur Längsachse des Ilium stellen, dass der distalwärts offene Winkel, den die genannten Achsen bilden, allmählich immer kleiner wird, bis schließlich Pubis, Ischium und Ilium einander nahezu parallel liegen, wie man dieses bei ausgewachsenen Vögeln vorfindet. Diese Thatsachen veranlassten BUNGE zu der Annahme, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bei den Ahnen der Vögel Pubis und Ischium allmählich distalwärts rotirt und so zu der abweichenden Stellung gelangt sind, die ihnen bei Vögeln gegenüber dem Verhalten der jetzt lebenden Reptilien zukommt.

Die Formabweichung des Ilium der Vögel gegenüber dem Ver-

<sup>1</sup> MECKEL, System der vergleichenden Anatomie. Zweiter Theil. Erste Abth. 1825. pag. 109, 111.

<sup>2</sup> CUVIER, Leçons d'anatomie comparée publiées par G. DUMÉRIL. Tome premier Paris 1835. pag. 478, 482, 486.

<sup>3</sup> R. OWEN, Anatomy of Vertebrates. Vol. II. London 1866. pag. 33—36. Vol. I. pag. 186—190.

<sup>4</sup> HUXLEY, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Übersetzt von Dr. F. RATZEL. pag. 166—167.

<sup>5</sup> GEGENBAUR, Über den Ausschluss des Schambeines von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morph. Jahrb. Bd. II. pag. 237—238.

<sup>6</sup> ALEX. BUNGE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Dorpat. Inauguraldiss. 1850.

halten desselben bei Sauriern und Krokodilinen war schon früher durch GEGENBAUR interpretirt worden durch den Nachweis eines bei Vögeln zu Stande gekommenen präacetabular gerichteten Wachsthumes des Ilium<sup>1</sup>.

Neben der eben erwähnten Auffassung des Os pelvis der Vögel hat sich noch eine zweite Meinung über die Art und Weise, wie die Homologien zwischen den Bestandtheilen des Os pelvis eines Vogels und eines Reptils zu bestimmen seien und über den phylogenetischen Entwicklungsmodus des Os pelvis der Vögel geltend gemacht. Diese Auffassung stützt sich auf Befunde bei fossilen Reptilien, den Dinosauriern. Diese sind auf Grundlage der Verhältnisse, welche die hintere Extremität und der Beckengürtel zeigen, zuerst von HUXLEY<sup>2</sup> für nahe Verwandte der jetzt lebenden Vögel angesehen worden. HUXLEY sieht sich jedoch bei seiner Vergleichung der Vögel und Dinosaurier nicht veranlasst, die Auffassung des Os pelvis der Vögel, die damals zu Recht bestand, zu verlassen. Neuerdings sind die Dinosaurier gleichfalls im Hinblick auf das Verhalten der hinteren Extremität von G. BAUR mit großer Entschiedenheit für die Stammeltern der Vögel erklärt worden<sup>3</sup>, während DAMES gegen diese Auffassung der genealogischen Beziehungen der Vögel und Dinosaurier aufgetreten ist aus Gründen, die sich auf das geologische Alter beider Formengruppen beziehen<sup>4</sup>. Beide Autoren acceptiren jedoch die neue Auffassung des Os pelvis der Vögel, welche von HULKE und MARSH herührt. MARSH<sup>5</sup> drückt sich zwar über die Frage, ob die Dinosaurier Ahnen der Vögel sind, sehr reservirt aus, er bringt jedoch das Os pelvis von einem sauropoden Dinosaurier (*Morosaurus grandis*) von einem ornithopoden Dinosaurier (*Laosaurus altus*) und von einem fossilen Vogel aus der Kreide (*Hesperornis regalis*) in eine morphologische Reihe und gelangt eben durch die Vergleichung dieser drei Ossa pelvis zu einer neuen Auffassung des Os pelvis der jetzt lebenden Vögel, eine Auffassung, welche mit einer von HULKE ausge-

<sup>1</sup> GEGENBAUR, Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel. Jenaische Zeitschr. für Medicin und Naturwissenschaft. Bd. VI. pag. 517.

<sup>2</sup> HUXLEY, »Dinosauria and birds«. The quarterly journal of the geological society of London. Vol. XXVI. Part I. No. 101. pag. 27.

<sup>3</sup> BAUR, Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morphol. Jahrb. 1883. Bd. VIII. pag. 449.

<sup>4</sup> DAMES, Über Archaeopteryx. Berlin 1884. Paläontologische Abhandl. von W. DAMES und E. KAYSER. Bd. II. Heft 3. pag. 70.

<sup>5</sup> MARSH, Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part I. American journal of science and arts. Vol. XVI. Nov. 1878. Plate X.

sprochenen Ansicht<sup>1</sup> vollständig übereinstimmt. HULKE und MARSH vertreten die Ansicht, dass der beim Vogel mit *d* cf. Holzsehn. Fig. I) bezeichnete präacetabulare Fortsatz homolog sei dem von MARSH Pubis genannten Theil des Os pelvis der ornithopoden und sauropoden Dinosaurier, sowie dem Pubis der jetzt lebenden Reptilien (cf. Holzsehn. Fig. II C). Weiter sind die genannten Autoren der Meinung, dass der beim Vogel mit *c* bezeichnete Abschnitt, welcher nach der Ansicht der älteren Autoren ein Pubis ist, in dem Os pelvis der meist jetzt lebenden Reptilien nicht vertreten sei, wohl aber in dem Theil des Os pelvis der ornithopoden Dinosaurier, der von MARSH »Postpubis« genannt ist, sein Homologon finde. MARSH nennt daher bei Vögeln den Fortsatz *d* »Pubis«, den Abschnitt *c* »Postpubis«. Dieser Deutung des Os pelvis der Vögel schlossen sich an WIEDERSHEIM<sup>2</sup> (1882), DOLLO<sup>3</sup> (1883), DAMES<sup>4</sup> (1884), BAUR<sup>5</sup> (1885). DAMES führt jedoch noch eine neue Bezeichnung ein, indem er den präacetabularen Fortsatz *d* mit dem Namen »Präpubis« belegt; für den Abschnitt *c* behält er die MARSH'sche Bezeichnung »Postpubis« bei.

Bei dieser Art der Homologienbestimmung muss man den genealogischen Zusammenhang zwischen dem Os pelvis der Vögel und einer Form des Os pelvis, wie sie bei jetzt lebenden Reptilien und bei sauropoden Dinosauriern sich findet, auf folgende Weise konstruiren. Man muss sich vorstellen, dass in demselben Maße, wie bei den Ahnen der Vögel das ursprüngliche Pubis an Größe abnahm, ein neu aufgetretener Theil, das Postpubis, an Größe zunahm, bis schließlich bei den meisten Vögeln das Pubis zu einem Rudimente wird und nur ein Postpubis vorhanden ist.

Bei dieser Auffassung kann in der Ahnenreihe der Vögel in der That eine Form einen Platz finden, welche ein Os pelvis besessen, das so beschaffen ist, wie das Os pelvis der ornithopoden Dinosaurier.

Sehr zu statten kam dieser neuen Auffassung des Os pelvis der

<sup>1</sup> HULKE, Note on a Modified Form of Dinosaurian Ilium hitherto reputed scapula. Quarterly journal of the geological society. Vol. XXXII. Part 3. No. 127. pag. 364.

<sup>2</sup> WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte. Jena 1882. pag. 211.

<sup>3</sup> DOLLO, Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bulletin du musée royal d'histoire naturelle de Belgique. Tome II. 1883. pag. 92, 94.

<sup>4</sup> DAMES, Über Archaeopteryx. pag. 33, 34.

<sup>5</sup> BAUR, Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier. Morphol. Jahrb. Bd. X. Heft 4. pag. 613—616.



Vögel die Thatsache, dass der präacetabulare Fortsatz bei verschiedenen Vögeln sehr verschieden stark entwickelt ist. Bei den meisten Vögeln fehlt er ganz oder er ist nur sehr schwach entwickelt. Nur bei wenigen Formen besitzt er eine beträchtliche Größe, wie z. B. bei Apteryx, Geococcyx, Tinamus<sup>1</sup> und beim Haushuhne.

In diesen Verschiedenheiten können von dem eben erwähnten Standpunkte aus verschiedene Grade der Reduktion des Pubis erblickt werden.

Folgende Autoren vertreten eine abweichende Deutung des präacetabularen Fortsatzes *d*.

1) BUNGE<sup>2</sup> erklärt den präacetabularen Fortsatz *d* für einen Fortsatz des Ilium und nennt ihn Spina iliaca. BAUR acceptirt diese Ansicht für die Carinaten<sup>3</sup>.

2) BAUR<sup>4</sup> behauptet, dass dieser Fortsatz bei den Ratiten sowohl vom Ilium wie vom Pubis (*c*) gebildet wird.

3) OWEN<sup>5</sup>, EYTON<sup>6</sup>, MIVART<sup>7</sup>, HUXLEY<sup>8</sup>, erklären den Fortsatz *d* für einen Bestandtheil des Pubis *c*. HUXLEY nennt ihn Pectinealprocess; MIVART »Ilio pectinealprocess«.

4) WIEDERSHEIM<sup>9</sup> spricht die Vermuthung aus, dass wir es hier mit einem vierten Bestandtheile, mit einer »Pars acetabularis« zu thun haben. Auch dieser Ansicht schließt sich BAUR an<sup>10</sup>.

Welche von diesen hinsichtlich des präacetabularen Fortsatzes

<sup>1</sup> MARSH, Odontornithes. A monograph of the extinct toothed birds of North America. Memoirs of the Peabody Museum of the Yale College. Vol. I. New Haven 1880. pag. 73. Fig. 19, 20.

<sup>2</sup> BUNGE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels . . . . . Dorpat 1880. pag. 52.

<sup>3</sup> BAUR, Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier. Morphol. Jahrb. 1885. Bd. X. pag. 613.

<sup>4</sup> BAUR, l. cit. pag. 614.

<sup>5</sup> OWEN, Anatomy of Vertebrates. Vol. II. London 1866. pag. 36.

<sup>6</sup> EYTON, Osteologia avium or a sketch of the osteology of birds. London 1867. pag. 89.

<sup>7</sup> MIVART, On the axial skeleton of the ostrich (*Struthio camelus*). Transactions of the zoological society of London. Vol. VIII. 1874. pag. 433.

<sup>8</sup> HUXLEY, On the characters of the pelvis in the Mammalia. Proceedings of the Royal society. Vol. XXVIII. 1879.

<sup>9</sup> R. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Jena 1884. pag. 76, 77; cf. auch Lehrbuch der vergl. Anatomie. Jena 1886. Zweite Aufl. pag. 190.

<sup>10</sup> BAUR, PARKER's Bemerkungen über Archaeopteryx und eine Zusammenstellung der Hauptlitteratur über jenen Vogel. Zoologischer Anzeiger von V. CARUS. Nr. 216. pag. 107 Anmerkung.

*d* sowie hinsichtlich der Zusammensetzung des Os pelvis geäußerten Auffassungen richtig ist, eventuell wie man sich den phylogenetischen Entwicklungsmodus des Os pelvis der Vögel zu denken hat, ist durch Vergleichung der bisher betrachteten entwickelten Formen nicht zu entscheiden.

Es kann nur eine embryologische Untersuchung hier die Entscheidung bringen. Nach dem Erscheinen der BUNGE'schen Arbeit ist nur eine hierher gehörige entwicklungsgeschichtliche Untersuchung publicirt worden. Es ist das die in Cambridge auf Veranlassung BALFOUR's ausgeführte Arbeit von ALICE JOHNSON<sup>1</sup>. Diese Arbeit betrifft ausschließlich die Entwicklung des Os pelvis des Hühnchens. Das Ergebnis dieser Untersuchung tritt mit Ausnahme eines Punktes (die von BUNGE in frühen Stadien konstatirte senkrechte Stellung des Pubis zur Längsachse des Ilium) sämtlichen Ergebnissen der BUNGE'schen Arbeit entgegen. Es wird eine selbständige Anlage des Pubis geleugnet und eine kontinuierliche Anlage sämtlicher Theile des Os pelvis des Hühnchens behauptet und ohne jede nähere Begründung die HULKE-MARSH'sche Auffassung acceptirt.

Den präacetabularen Fortsatz nennt A. JOHNSON »vorderen Ast des Pubis«. Das Pubis nach der Auffassung der älteren Autoren wird »hinterer Ast des Pubis« genannt.

In Bezug auf alles bisher Besprochene ergiebt es sich, dass eine Anzahl von Punkten in der Deutung des Os pelvis der Vögel einer erneuten Prüfung bedarf.

Vor Allem muss festgestellt werden, welche morphologisch unterscheidbaren Elemente das Os pelvis der Vögel sei es auf Grundlage der knorpeligen Anlage oder auf Grundlage des Ossificationsprocesses zusammensetzen und welche Homologien zwischen diesen Theilen und denen, die bei Reptilien angetroffen werden, zu konstatiren sind. Sodann ist die Natur des präacetabularen Fortsatzes *d* zu eruiren. Ist derselbe ein Rudiment des Pubis der jetzt lebenden Reptilien und des von MARSH Pubis genannten Theiles des Os pelvis der ornithopoden Dinosaurier, so kann erwartet werden, dass im Laufe der embryonalen Entwicklung bei Vögeln die vorauszusetzende Reduktion sich beobachten lassen werde und dass dieser Theil des Os pelvis entweder im Zusammenhange

---

<sup>1</sup> On the Development of the pelvic girdle and skeleton of the Hind limb in the Chick. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. London 1884. Vol. II. Part I. pag. 13.

mit dem früher Pubis genannten Theile sich anlegen werde, oder, falls diesem Fortsatze eine selbständige Anlage zukommt, so müsste er früher mit dem Pubis (dem »Postpubis« MARSH) verschmelzen und erst dann mit dem Ilium sich verbinden. Es dürfte ferner — vorausgesetzt, dass die MARSH'sche Auffassung richtig ist — nicht beobachtet werden können, dass dieser Fortsatz sich etwa vom Ilium aus bildet, wie dieses BUNGE angedeutet hat. Weiter wäre dann die Frage nach der Stellung des Pubis und Ischium zur Längsachse des Ilium zu untersuchen.

Ich habe den Versuch gemacht, auf Grundlage erneuter Untersuchungen diese Fragen zu prüfen. Es schien mir a priori nicht möglich, nur durch Untersuchung am Hühnchen zu einem sicheren Ergebnis hinsichtlich der soeben bezeichneten Fragen zu gelangen, denn in überzeugender Weise ist von C. K. HOFFMANN darauf aufmerksam gemacht worden, dass beim Hühnchen in Folge der Domestikation manche Entwicklungsvorgänge nicht mehr deutlich hervortreten, die bei wild lebenden Vögeln, insbesondere bei den relativ primitiven Sumpf- und Wasservögeln noch beobachtet werden können<sup>1</sup>.

Es schien mir daher erforderlich, vor Allem Embryonen von diesen Vögeln zur Untersuchung zu verwenden. Um tadelloses Material zu erlangen, unternahm ich im Frühling 1886 eine Reise an die Meeresküste Esthlands und zwar wählte ich die Matzal-Wiek, weil hier das Vogelleben ein so reges ist, wie wohl nirgends in den baltischen Landen und weil diese Gegend schon von V. Russow auf das Genaueste während dreier Reisen untersucht und beschrieben war<sup>2</sup>. Hierdurch war mir die Möglichkeit gegeben, mich schon vor meiner Expedition mit den in Frage kommenden Lokalitäten, Lebens-eigenthümlichkeiten, Brutzeiten etc. bekannt zu machen. Die Expedition, die sechs Wochen dauerte, hatte einen guten Erfolg; es gelangte eine große Anzahl von Eiern zum Theil seltener Sumpf- und Seevögel in meinen Besitz. Die Eier wurden an Ort und Stelle,

<sup>1</sup> C. K. HOFFMANN, Die Bildung des Mesoderm, der Anlage der Chorda dorsalis und die Entwicklung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Deel XXIII. Amsterdam 1883.

<sup>2</sup> Russow, Die Ornis Esth-, Liv- und Kurlands mit besonderer Berücksichtigung der Brutverhältnisse. Herausgegeben von PLESKE. Dorpat 1880. — Verzeichnis der in der Matzalbucht als brütend oder als durchziehend beobachteten Vögel. Sitzungsber. der Dorp. Naturf. Gesellschaft. III. Bd. 2. Heft. pag. 155; cf. auch Bd. III derselben Sitzungsberichte Heft 5.



theils nach den erlegten Elternthieren, theils nach den charakteristischen Färbungen und Größenverhältnissen diagnosticirt. Gute Dienste leistete mir hierbei eine große Eier- und Nestersammlung, wie auch eine reichhaltige ornithologische Bibliothek, die ich in Echmes bei dem Herrn ALEXANDER BARON HOYNINGEN-HUENE benutzen durfte.

Auch in anderer Hinsicht fand ich von Seiten der Grundbesitzer jener Gegend vielfache Unterstützung. Insbesondere bin ich dem Herrn NICOLAI BARON HOYNINGEN-HUENE zu Matzal und dem Herrn EDUARD BARON MAYDELL zu ILLUST-PATZAL in hohem Grade verpflichtet. Ich benutze daher die Gelegenheit, den genannten Herren auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Um zu einer Unterscheidung der Stadien zu gelangen, in denen die Embryonen sich befanden, benutzte ich Messungen an der hinteren Extremität. In den Stadien, in welchen diese Extremität noch gerade gestreckt ist, wurde die Länge der ganzen Extremität bestimmt; weil aber die Grenze zwischen der Extremität und dem Rumpf im Lauf der späteren Entwicklung sich verwischt und die Extremität eine Beugung in ihren Gelenken erfährt, musste für die späteren Entwicklungsstadien ein anderes Maß gewählt werden. Ich benutzte die Distanz zwischen dem Kniegelenke und dem Interarsalgelenke und nenne der Kürze wegen dieses Maß Länge der Tibia.

Folgende Vogelarten wurden untersucht.

### Schizognathae.

*Sterna hirundo*. 7 Stadien. Länge der hinteren Extremität 0,2<sup>1</sup>, 0,3, 0,35, 0,4, 0,45, 0,5, 0,6.

*Larus canus*. 5 Stadien. L. d. h. Extr. 0,3, 0,4, 0,5, 0,6. Nahezu ausgewachsene Exemplare.

*Larus ridibundus*. 3 Stadien. L. d. h. Extr. 0,3, 0,4, 0,6.

*Podiceps cornutus*. 2 Stadien. L. d. h. Extr. 0,4, 0,5.

*Haematopus ostralegus*. 4 Stadien. L. d. h. Extr. 0,2, 0,3, 0,4. Länge der Tibia 1,4.

*Totanus calidris*. 2 Stadien. L. d. h. Extr. 0,35. Tibia 0,5.

*Charadrius hiaticum*. 2 Stadien. L. d. h. Extr. 0,45, 0,5.

*Vanellus cristatus*. Tibia 0,4.

*Numenius arquatus*. Tibia 2,6.

<sup>1</sup> Alle Zahlenangaben beziehen sich auf Centimeter.

*Tringa alpina*. Tibia 1,6.

*Ascolopax gallinago*. L. d. h. Extr. 0,35.

*Scelopax major*. Tibia 1,7.

*Machetes*. Nahezu ausgewachsenes Exemplar.

*Gallus domesticus*. Alle Entwicklungsstadien vom 5. bis 21 Tage.

Mehrere junge Hühner.

*Tetrao tetrix*. Tibia 1,15.

### Desmognathae.

*Anas domestica*. Alle Entwicklungsstadien vom 5. bis 20. Tage.

*Rhynchaspis clypeata*. 3 Stadien. L. d. h. Extr. 0,25, 0,3, 0,5.

*Anser cinereus*. 2 Stadien. Tibia 1,2, 5,5 (15,0)<sup>1</sup>.

### Aegithognathae.

*Corvus frugilegus*. 5 Stadien. L. d. h. Extr. 0,3, 0,4, 0,5, Tibia 7,5, 7,7.

*Corvus cornix*. 4 Stadien. L. d. h. Extr. 0,4. Tibia 2,6, 4,3, 4,9.

*Corvus monedula*. 2 Stadien. Tibia 0,4, 0,6.

*Motacilla*. Tibia 0,4, (3,2).

*Anthus pratensis*. 2 Stadien. L. d. h. Extr. 0,2, 0,4.

Embryonen, bei denen Ossificationen noch nicht zu vermuthen waren, wurden mit Chromsäure, ältere Embryonen mit einer Lösung von Pikrinsäure in Wasser behandelt und dann in bekannter Weise mit Alkohol von verschiedenem Procentgehalt schnittfähig gemacht. Alle Objekte wurden in toto gefärbt und zwar erwiesen sich als allen Anforderungen genügend die Hämatoxylinlösung nach KLEINENBERG-STRASSER<sup>2</sup> und eine alkoholische Karminlösung.

Zum Einschließen bediente ich mich des Celloidins und zerlegte die Objekte auf einem THOMA'schen Mikrotome in kontinuierliche Schnittserien. Die Dicke der Schnitte beträgt  $\frac{1}{50}$  mm. Ältere Stadien, z. B. Nestvögel, habe ich mit Messer und Pincette präparirt. Die von mir untersuchten Embryonen der wild lebenden Vögel wur-

<sup>1</sup> Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Längenangaben bei ausgewachsenen Vögeln derselben Art.

<sup>2</sup> STRASSER, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb. V. Bd. pag. 242.

den in der Weise zerlegt, dass ich aus der einen Körperhälfte eines jeden Embryo Sagittalschnitte anfertigte, die andere Körperhälfte alsdann in Querschnitte zerlegte. Die Schnitte, die ich der Kürze wegen Sagittalschnitte nenne, liegen nicht genau in Saggittalebene des Körpers. Ich war bemüht, eine solche Schnittrichtung einzuhalten, die es gestattete, alle Bestandtheile durch einen Schnitt zu treffen, um so das Verhalten etwaiger isolirter Bestandtheile in der Acetabularregion in einem Schnitte überschauen zu können. Die benutzte Schnittebene bildet mit wirklichen Sagittalebene einen distal und ventral offenen körperlichen Winkel, da das freie Ende des Ischium, wie schon BUNGE und JOHNSON richtig bemerken, der Medianebene des Körpers viel näher liegt, als das periphere Ende des Pubis (BUNGE). Die Querschnitte suchte ich, so weit dieses bei der Krümmung der Chorda möglich ist, senkrecht zur Verlaufsrichtung der letzteren anzufertigen.

Um die Kombination der Schnittserien zu sichern, habe ich von vielen Serien die einzelnen Schnitte skizzirt und mit Hilfe dieser Skizzen die Kombination vorgenommen. Alle von mir angefertigten Schnittserien, wie auch die makroskopischen Präparate vom Os pelvis, so weit sie hier in Betracht kommen, habe ich als Belegstücke für die vorliegende Untersuchung im vergleichend-anatomischen Institute der Universität Dorpat niedergelegt.

### Mittheilung der Untersuchungsergebnisse.

Zunächst will ich die erste Anlage des Os pelvis der Vögel schildern und gehe aus von den Verhältnissen, wie ich sie bei einem Embryo von *Podiceps cornutus*, L. d. h. Extr. 0,4, gesehen habe; cf. Fig. I. Zwischen dem N. cruralis und dem N. ischiadicus (Fig. 1 *n. cr.*, *n. isch.*), welche auf Sagittalschnitten deutlich hervortreten und in ihrem Verlaufe zu verfolgen sind, findet man ein Zelllager, welches aus kleinen, dicht an einander gefügten Zellen besteht und sich durch diese Beschaffenheit relativ scharf von dem übrigen mehr lockeren Gewebe abgrenzt. Knorpelintercellularsubstanz lässt sich hier nicht nachweisen, obgleich dieses Objekt mit Hämatoxylin gefärbt ist, welches, wie bekannt, die geringsten Spuren von Knorpelintercellularsubstanz zur Wahrnehmung bringt. Dieses Zelllager hat in seinem dorsalen Theile annähernd die Gestalt einer Platte, die nahezu in einer Sagittalebene liegt und geht ventral in zwei divergirende



Fortsätze aus, von denen der proximale dünner ist (Fig. 1 *c*) als der distale (Fig. 1 *b*).

In der Figur sind diese Fortsätze nicht in ihrer ganzen Längenausdehnung zu übersehen; von dem dorsalen, plattenförmigen Theil ist nur ein kleiner Abschnitt in der Figur sichtbar. Zwischen den beiden ventral gerichteten Fortsätzen verläuft der N. obturatorius (Fig. 1 *n.obt*), jedoch so, dass er von dem dichten Zellgewebslager noch umschlossen wird.

In Fig. 2 ist die Anlage des Os pelvis in einem Querschnitte durch die Beckengegend eines Embryo von *Totanus calidris*, der fast auf derselben Entwicklungsstufe steht, wie das eben beschriebene Objekt (L. d. h. Extr. 0,35), dargestellt. Man ersieht aus der Figur die Dicke des plattenförmigen Theiles der Anlage (*Plt*) und die Ausdehnung derselben in dorsaler Richtung. Der Schnitt zeigt zugleich den Fortsatz *b*, der in seiner ganzen Länge getroffen vorliegt. Das Femur besteht in diesem Stadium schon aus deutlichem Knorpelgewebe. Man sieht es in der Figur im Längsschnitte (*Fmr*) und kann konstatiren, dass das proximale Ende desselben mit dem dichten Zelllager, welches die Anlage des späteren Os pelvis bildet, im Kontakte steht.

Bei Embryonen der Lariden habe ich im Principe dieselben Verhältnisse wie bei Podiceps beobachtet, nur wird bei den Lariden der Nervus obturatorius von einer viel schmäleren Zone des dichten Zelllagers ventral umschlossen. Bei *Anas domestica*, *Corvus frugilegus*, *Gallus domesticus* liegt der N. obturatorius außerhalb der Zellanhäufung, welche die erste Anlage des Os pelvis bildet. Das Os pelvis legt sich somit bei sämtlichen eben erwähnten Vögeln in der Gestalt eines zusammenhängenden, noch nicht die Beschaffenheit eines Knorpels habenden Zelllagers an, welches im Allgemeinen die Konfiguration der primitivsten Form besitzt; in der das spätere Os pelvis auch im knorpeligen Zustande beobachtet werden kann. Um dieselbe Zeit zeigt sich das Femur bei allen genannten Vögeln deutlich als hyalinknorpeliges Gebilde.

Wenden wir uns jetzt zu dem Stadium, in welchem in der eben geschilderten Anlage des Os pelvis zuerst Knorpelgewebe auftritt, so finden wir folgende Verhältnisse, die ich auf Grundlage des Befundes bei einem Lachmövenembryo schildern will.

In Fig. 6 ist ein den Beckengürtel treffender Sagittalschnitt durch den Leib eines Lachmövenembryo (L. d. h. Extr. 0,4) abgebildet. Man sieht drei Durchschnitte durch knorpelige Gebilde,

welche einen in der Mitte gelegenen vierten umgeben. Die Trennung dieser vier Gebilde lässt sich in allen Schnitten der betreffenden Serie konstatiren. Der in der Mitte gelegene runde Knorpel stellt den Durchschnitt durch den Kopf des Femur dar. Dorsal von diesem finden wir eine Knorpelplatte, die parallel zur Wirbelsäule gelagert ist. Diese Knorpelplatte, die im abgebildeten Schnitte nicht in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen ist, überlagert nur wenig proximalwärts den Nervus cruralis, distalwärts reicht sie viel weiter über den N. ischiadicus hinaus. Ventralwärts vom Kopfe des Femur finden wir zwei Knorpelstäbe, die an dem vorliegenden Schnitte schräg zu ihrer Längsachse getroffen sind. Sie sind also am Objekte in der That länger als es die Figur zeigt (weil diese nur einen Schnitt darstellt). Der proximal und ventral gegebene Knorpelstab (*Pub*) ist mit abgerundeten Enden versehen und steht senkrecht zur Längsachse der Wirbelsäule und der dorsal gelegenen Knorpelplatte. Der ventral und distal gelegene Knorpel (*Isch*) zeigt die Gestalt eines etwas abgeplatteten Stabes mit abgerundeten Enden. Er bildet mit dem ventral und proximal gelegenen Knorpel einen ventralwärts offenen spitzen Winkel. Zwischen diesen drei Knorpeln und dem Femurkopfe findet sich ein dichtes kleinzelliges Gewebslager<sup>1</sup>.

In Fig. 7, 8 und 9 sind Querschnitte durch die linke Körperhälfte desselben Embryo von *Larus ridibundus*, dem auch der eben beschriebene Schnitt entstammt, abgebildet. In Fig. 7 sieht man in der Region des Os pelvis zwei ovale Durchschnitte durch knorpelige Gebilde, die durch eine breite Zone eines kleinzelligen Gewebslagers von einander getrennt sind. Der dorsale Knorpel stellt den Querschnitt durch den proximalen Theil der dorsalen Knorpelplatte vor. In dem ventral gelegenen Knorpelfelde erkennen wir

---

<sup>1</sup> Sowohl in diesem Schnitte, als auch in allen übrigen Schnitten dieser Serie erkennt man, dass das Femur von den Knorpeln der Anlage des späteren Os pelvis getrennt ist. Das Femur legt sich als ein selbständiger Knorpel an und zwar stets bevor die Knorpel des Os pelvis sich differenziren. Ich habe dieses beobachtet bei: *Larus canus*, *Larus ridibundus*, *Sterna*, *Podiceps cornutus*, *Haematopus ostralegus*, *Anas domestica*, *Corvus frugilegus* und beim Huhne. Beim Huhne treten diese Verhältnisse allerdings nicht so deutlich auf wie bei wildlebenden Vögeln, bei denen die Zone des indifferenten Gewebes, welche den Kopf des Femur von den Knorpeln des späteren Os pelvis trennen, sehr breit ist, doch vermochte ich bei keinem einzigen Hühnerembryo nachzuweisen, dass das Femur mit den Knorpeln des Os pelvis in einem kontinuierlichen Zusammenhange stand, wie dieses A. JOHNSON beobachtet zu haben angibt.

den fast parallel zu seiner Längsachse getroffenen proximal und ventral gelegenen Knorpelstab (*Pub*). Das Femur ist in diesem Schnitte noch nicht getroffen. In Fig. 8 ist ein mehr distal gelegener Schnitt derselben Serie abgebildet. Der ventrale und proximale Knorpelstab liegt nicht mehr in der Schnittebene. Die dorsale Platte ist wie in allen übrigen hierher gehörigen Schnitten deutlich sichtbar. Fast senkrecht zu dem Querschnitte derselben steht das Femur (*Fmr*). In Fig. 9 ist ein noch mehr distal gelegener Schnitt gezeichnet. Wir treffen außer dem Längsschnitte durch das Femur (*Fmr*) und dem Querschnitte der dorsalen Knorpelplatte (*Il*) den ventral und distal gelegenen, früher erwähnten Knorpel (*Isch*). Dieser ist schräg zu seiner Längsachse durchschnitten. Auch hier sind, wie auch in allen übrigen Schnitten dieser Serie, die Knorpel durch ein Lager eines kleinzelligen indifferenten Gewebes von einander getrennt.

Die geschilderten Verhältnisse machen es evident, dass die Anlage des späteren Os pelvis von *Larus ridibundus*, in dem Stadium, in welchem man zuerst Knorpel erkennt, drei völlig getrennte Knorpel unterscheiden lässt.

Dieselben drei Knorpel finden sich auch bei einem Embryo von *Podiceps cornutus*, L. d. h. Extr. 0,5. Vergleichen wir einen Sagittalschnitt aus der Beckenregion dieses Embryo (Fig. 3) mit dem in Fig. 1 abgebildeten Sagittalschnitte, welcher einem jüngeren *Podiceps cornutus* entnommen ist, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die drei Knorpel, die wir in dem älteren Stadium finden, durch histologische Differenzirung in der ursprünglichen, aus dicht an einander gelagerten Zellen bestehenden, einheitlichen Gewebsmasse entstanden sind (Fig. 1).

Im Princip denselben Befund wie bei *Larus ridibundus* (L. d. h. Extr. 0,4) und bei *Podiceps cornutus* (L. d. h. Extr. 0,5) habe ich noch bei sieben anderen Vogelarten gemacht. Es sind dieses: *Sterna hirundo* (L. d. h. Extr. 0,35), *Larus canus* (L. d. h. Extr. 0,4), *Anas domestica* (L. d. h. Extr. 0,5), *Corvus frugilegus* (L. d. h. Extr. 0,4), *Corvus cornix* (L. d. h. Extr. 0,4), *Anthus pratensis* (L. d. h. Extr. 0,25). Von sechs anderen Vogelarten konnte ich nur in den Besitz von älteren Embryonen gelangen, bei denen sich offenbar schon eine Verwachsung der eben beschriebenen drei Theile eingeleitet hatte, denn es ließen sich an der Stelle, wo bei den vorher erwähnten Befunden noch breite Zonen eines indifferenten Gewebes sich vorfanden, nur schmale Zonen eines intercellularsubstanzarmen Knorpels erkennen, die auch auf eine frühere Selbständigkeit der



drei Knorpel hindeuten. Ich fand dieses bei: *Tetrao tetrix* (L. d. Tibia 1,15), *Anser cinereus* (L. d. Tib. 1,2), *Vanellus cristatus* (L. d. Tib. 0,4), *Charadrius hiaticum* (L. d. Tib. 0,45), *Corvus monedula* (L. d. Tib. 0,4), *Motacilla* (L. d. Tib. 0,4).

Bevor ich weitere Entwicklungsstadien schildere, ist zunächst eine Deutung der eben beschriebenen ersten knorpeligen Anlage des späteren Os pelvis vorzunehmen. Vergleichen wir zu diesem Zwecke das Os pelvis von *Larus ridibundus*, wie es uns bei seiner ersten knorpeligen Anlage vorliegt (Holzsehn. Fig. IV)<sup>1</sup>, mit dem Os pelvis eines sauropoden Dinosaurier und zwar wähle ich das Os pelvis von *Brontosaurus excelsus* M. (Holzsehn. Fig. III)<sup>2</sup>, weil bei diesem sauropoden Dinosaurier die Bestandtheile des Os pelvis relativ am besten erhalten sind.

Fig. III.



Fig. IV.



Die drei hier sichtbaren Bestandtheile werden von MARSH als Ilium, Ischium und Pubis bezeichnet, eine Deutung, die mir zutreffend erscheint. Die Vergleichung eines solchen Os pelvis mit dem Befunde beim Embryo von *Larus ridibundus* zeigt, dass bei Beiden, beim Vogelembryo wie beim ausgewachsenen Sauropoden, drei gesonderte Theile vorliegen, die eine auffallende Übereinstimmung in der Lagerung zeigen.

<sup>1</sup> In dieser Figur ist die Form der drei Knorpel, wie sie durch die Kombination der ganzen Serie sich feststellen lässt, in Kontouren wiedergegeben. Das in der Mitte gelegene runde Stück ist der Durchschnitt durch den Kopf des Femur. Das zerlegte Objekt gehört der rechten Körperseite an, die Figur ist jedoch, um sie leichter mit Fig. III vergleichen zu können, so entworfen worden, als ob das Objekt der linken Körperhälfte angehörte.

<sup>2</sup> Diese Figur ist eine verkleinerte Kopie des von MARSH abgebildeten linken Os pelvis von *Brontosaurus*. (Sill. Am. Journ. Sc. Vol. XXI. 1881. Plate XVIII.) Auch die Bezeichnung der Bestandtheile ist dieselbe, wie sie MARSH benutzt hat.

Die dorsale Knorpelplatte stimmt völlig mit dem Ilium von *Brontosaurus* überein, muss daher als Ilium gedeutet werden. Pubis und Ischium sind beim Sauropoden fast gleich stark entwickelt und so gestellt, dass sie ventralwärts divergiren, während die Längsachse des Pubis nahezu senkrecht zur Längsachse des Ilium steht. Dasselbe Verhältnis findet man bei den zwei ventral gelegenen Knorpelstäben des Lachmövenembryo. Der ventral und distal gelegene Knorpelstab beim Mövenembryo hat dasselbe Lagerungsverhältnis wie das Ischium von *Brontosaurus*, muss daher als Ischium gedeutet werden.

Der ventral und proximal gelegene Knorpel bei *Larus ridibundus* hat dasselbe Lagerungsverhältnis, wie das Pubis des Sauropoden, er steht fast senkrecht zum Ilium: er muss zunächst dem Pubis der sauropoden Dinosaurier homolog gesetzt werden. Da aber MARSH anerkennt, dass das Pubis der sauropoden Dinosaurier homolog ist dem Pubis der jetzt lebenden Reptilien, eine Auffassung, die ich theile, so folgt daraus, dass der in Rede stehende Theil des Lachmövenembryo auch homolog ist dem Pubis der jetzt lebenden Reptilien.

In diesem Entwicklungsstadium des *Os pelvis* der Vögel ist ein Postpubis nicht zu konstatiren. Es fragt sich aber, ob dasselbe nicht später gebildet wird.

Wäre die MARSH'sche Auffassung des *Os pelvis* der Vögel richtig, so müsste der weitere Entwicklungsgang bei Vögeln folgender sein. Es müsste der Theil, der sich als Pubis herausgestellt hat, in der Situation, die ihm in diesem Stadium zukommt, verbleiben und sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung reduciren bis zur Größe des präacetabularen Fortsatzes und im Anschlusse an das acetabulare Ende des Pubis genannten Theiles müsste ein distalwärts vorspringender im Laufe der Entwicklung sich verlängernder Theil zur Entstehung kommen, welcher das Postpubis wäre. Ist aber die ältere Auffassung des *Os pelvis* richtig, so müsste in Übereinstimmung mit dem von BUNGE erlangten Ergebnisse eine Lageveränderung des von uns Pubis genannten Theiles konstatirt werden und der präacetabulare Fortsatz muss als eine nachträgliche Bildung sich herausstellen.

Es ist nun durch die Untersuchung sicher nachzuweisen, dass in der That die letzteren Folgerungen zu bestätigen sind. BUNGE<sup>1</sup>

<sup>1</sup> BUNGE, Untersuchungen zur Entwicklung des Beckengürtels . . . 1880. pag. 47, 48.

hat bereits beim Hühnchen beobachtet, dass die beiden ventral gelegenen Knorpelstäbe, die ich als Pubis und Ischium bezeichnet habe, ihre ursprüngliche Stellung senkrecht zur Längsachse des Ilium verlassen und sich um einen in ihrem acetabularen Ende liegenden Punkt derart mit ihren distalen Enden dorsalwärts drehen, dass sie in die Lagerung kommen, die beim ausgewachsenen Vogel dem Ischium und dem Theil zukommt, der von MARSH als ein Postpubis bezeichnet worden ist. Dieses Ergebnis der BUNGE'schen Untersuchung wird von A. JOHNSON<sup>1</sup> nicht in Abrede gestellt und in der Hauptsache von BAUR<sup>2</sup> bestätigt.

Ganz dieselbe Beobachtung habe ich außer am Hühnchen auch bei anderen Vögeln z. B. an Lariden gemacht. Die erste Andeutung dieser Lageveränderung bei *Podiceps cornutus* erkennt man schon bei der Vergleichung von Fig. 1 und Fig. 3. Im Stadium der Fig. 1 bildet die gekrümmte Achse des hinteren Leibesabschnittes nahezu einen Kreisbogen und der Fortsatz *c*, in welchem sich später das Pubis differenzirt, hat die Stellung eines Radius dieses Bogens, steht somit senkrecht zur Längsachse dieses Körperabschnittes. Im Stadium der Fig. 3 bildet das Pubis dagegen mit der Längsachse des Körpers einen zwar noch recht großen, aber doch schon spitzen, distalwärts offenen Winkel, auch divergiren in diesem Stadium Pubis und Ischium nicht mehr so deutlich, wie in dem Stadium der Fig. 1. Die auch in allen späteren Stadien leicht zu beobachtende, successiv

<sup>1</sup> A. JOHNSON, loc. cit. pag. 18.

<sup>2</sup> BAUR, PARKER's Bemerkungen etc. December 1885. Zoologischer Anzeiger von CARUS. IX. Jahrgang. Nr. 216. pag. 107 Anm. Ohne BUNGE's Beobachtungen zu erwähnen, sagt BAUR hier Folgendes: »Von letzterem« (dem Becken der Vögel) »kann ich schon jetzt Folgendes behaupten: Das Pubis (autor.) der Vögel ist dem Pubis der Reptilien homolog; es existirt kein Postpubis (HULKE, MARSH). Das Pubis der Vögel steht im embryonalen Zustande beinahe senkrecht zum Ilium, und dreht sich successive nach hinten«. Dieser Satz hat, abgesehen von der in ihm liegenden Bestätigung des BUNGE'schen Untersuchungsergebnisses, das Interesse, dass BAUR durch diesen Satz die Auffassung des Os pelvis der Vögel aufgibt, welche er in einer ein Jahr früher verfassten Abhandlung hingestellt hatte. In dieser Abhandlung (»Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier«, November 1884. Morphol. Jahrb. Bd X. pag. 613) gelangte BAUR durch eine Vergleichung der Verhältnisse des Postpubis »in der Reihe der Dinosaurier und Vögel« zu einem ganz entgegengesetzten Ergebnisse, das Postpubis sei bei Ratiten »wohl entwickelt«, bei Carinaten »sehr stark entwickelt« (pag. 615). Nachdem BAUR durch den oben citirten Satz seiner Mittheilung aus dem Jahre 1885 diese Auffassung selbst verlassen hat, ist man dessen überhoben, seine frühere Anschauung einer Kritik zu unterziehen.



sich steigende Lageveränderung von Pubis und Ischium durch weitere Abbildungen zu veranschaulichen, habe ich unterlassen, da es nicht möglich ist, in späteren Stadien alle Theile in erforderlicher Ausdehnung auf einem Schnitte zu erblicken. Nur die Kombination der Schnitte einer jeden Serie giebt hier die Möglichkeit, das Lageverhältnis zu überblicken und zu erkennen, dass der Theil des Os pelvis eines Vogels, welcher von MARSII Postpubis genannt worden ist, ein rückwärts gelagertes Pubis ist, das heißt, dasselbe Gebilde ist, welches wir auf frühen Entwicklungsstufen bei Lariden und anderen Vögeln in einer Situation fanden, die es ermöglichte, es dem Pubis der sauropoden Dinosaurier und dem Pubis der jetzt lebenden Reptilien homolog zu setzen.

Ein Postpubis kommt somit den Vögeln auch in späteren Stadien nicht zu; es fehlt den Vögeln gänzlich.

Hieraus folgt schon, dass der präacetabulare Fortsatz nicht das Rudiment eines Pubis sein kann, da dieses bei ausgewachsenen Vögeln vollkommen ausgebildet anzutreffen ist. Es lässt sich aber auch direkt nachweisen, dass der präacetabulare Fortsatz nicht ein Rudiment ist eines bei niederen Formen höher ausgebildeten Bestandtheiles, sondern eine accessorische Bildung des Ilium.

Dieses geht aus der Betrachtung der Entwicklung des präacetabularen Fortsatzes hervor.

Zunächst will ich die Entstehung desselben beim Haushuhne schildern. Betrachten wir einen Sagittalschnitt (Fig. 10) durch die Region des Os pelvis von einem sechs Tage alten Hühnchen, so finden wir dorsal von dem Durchschnitte des Femurkopfes (*Kpf. d.Fmr*) den Durchschnitt durch das Ilium (*I*), das fast in seiner ganzen Längenausdehnung im Schnitte getroffen ist. Wir sehen vom Ilium aus einen, aus sehr jungem Knorpelgewebe bestehenden, ventralwärts zum Pubis (*Pub*) gerichteten Fortsatz (*Pr.il.ac.pub*) sich erstrecken, welchen ich Processus ilei acetabularis pubicus nenne. An demselben sehen wir eine proximalwärts gerichtete, zapfenförmige Zellwucherung des Perichondrium (*sp.il*), welche die erste Anlage des beim ausgewachsenen Huhne stark entwickelten präacetabularen Fortsatzes bildet. In diesem Stadium besteht dieser Fortsatz noch aus einem kleinzelligen Gewebslager; Knorpelintercellularsubstanz lässt sich zwischen diesen Zellen nicht nachweisen. Man sieht deutlich, dass an der Bildung dieses Fortsatzes das vom Ilium vollständig getrennte Pubis (*Pub*) sich in keiner Weise theiligt, der Fortsatz geht vom Processus ilei acetabularis pubicus

aus; man müsste ihm desshalb *Spina processus ilei acetabularis pubici* nennen, der Kürze wegen will ich ihm jedoch mit dem Namen *Spina iliaca* bezeichnen. Bei Hühnerembryonen, die sieben Tage alt sind, findet man, dass die *Spina iliaca* an Größe etwas zugenommen hat und noch aus einem indifferenten Gewebe besteht, wie bei Embryonen des vorigen Stadium.

Bei Hühnerembryonen von acht Tagen (cf. Fig. 11 *a* und *b*) ist in der Basis der *Spina iliaca* bereits Knorpelgewebe zu finden, das gegen die Spitze des Fortsatzes in intercellularsubstanzärmeren Knorpel übergeht. Es differenzirt sich auch bereits das Perichondrium der *Spina iliaca*. Dieselbe ist etwas lateralwärts gekrümmt, daher kann man in Fig. 11 *a* die *Spina iliaca* nicht in ihrer ganzen Ausdehnung überschauen, sondern es ist in dem abgebildeten Schnitte nur die Basis der *Spina iliaca*, d. h. nur der Theil der letzteren getroffen, mit welchem die *Spina iliaca* dem *Processus ilei acetabularis pubicus* aufsitzt. In Fig. 11 *b*, welche einen Schnitt derselben Serie darstellt, welcher um sechs Schnitte lateralwärts liegt, ist die *Spina iliaca* schräg durchgeschnitten und zwar so, dass die am meisten prominirende Spitze derselben getroffen ist. Dieser Schnitt lässt im Vergleiche mit dem in Fig. 11 *a* abgebildeten Schnitte erkennen, wie weit die *Spina iliaca* vorspringt. Das Ilium ist in diesem Stadium vom Pubis durch eine Zone eines indifferenten Gewebes (*Tr*), die sich auf allen hierher gehörigen Schnitten findet, vollständig getrennt. Daher tritt die Zugehörigkeit der *Spina iliaca* zum Ilium auch in diesem Stadium sehr deutlich hervor.

Bei Hühnerembryonen vom neunten Tage besteht die ganze *Spina iliaca* aus wohl entwickeltem Knorpelgewebe; sie ist auch in diesem Stadium lateralwärts gekrümmt. In Fig. 12 ist für dieses Stadium, in gleicher Weise wie in Fig. 11 *b* von dem früheren Stadium der am meisten prominirende Theil der *Spina iliaca* abgebildet. Die Vergleichung beider Figuren zeigt, dass die *Spina iliaca* im Laufe des neunten Tages eine geringe Größenzunahme erfahren hat.

Dieses Wachstum ist auch in späteren Stadien zu erkennen, ja es kann noch erschen werden, wenn man die bereits verknöcherte *Spina iliaca* eines jungen Huhnes (Fig. 4 *sp. 27*) mit der eines alten Thieres (Fig. 5 *sp. 27*) vergleicht. Erst beim alten Thiere erreicht die *Spina iliaca* das Maximum ihrer Größe. Wir sehen somit, dass die *Spina iliaca* im Laufe der ontogenetischen Entwicklung beim Huhne allmählich an Größe zunimmt. Es bestätigt sich demnach die Erwartung nicht, die man hegen konnte, wenn man die

Spina iliaca als Rudiment auffasste (cf. pag. 14). Mein Beobachtungsergebnis steht auch im Widerspruche mit dem Resultate, zu welchem A. JOHNSON gelangte. A. JOHNSON behauptet, dass der »vordere Ast des Pubis« (Spina iliaca) im Laufe der Entwicklung des Os pelvis eine Rückbildung erleide. In der betreffenden Abhandlung heißt es: »The anterior branch of the pubis, . . . . ., becomes more and more proportionately insignificant, and forms at last the pectineal process of the pubis<sup>1</sup>.« »In embryo birds the process (anterior branch of Pubis) is found in about the same proportionate condition of development as in Ornithorhynchus. In adult, it becomes much reduced, or is absent<sup>2</sup>.« Bei drei Hühnerembryonen des sechsten Tages (Plate IV Fig. 3, 4, 6) bildet A. JOHNSON eine große Spina iliaca ab. Bei einem älteren Hühnerembryo (Plate V Fig. 7) ist die Spina iliaca viel kleiner angegeben. Wenn diese Beobachtungen richtig wären, so würde aus ihnen allerdings eine Reduktion der Spina iliaca beim älteren Embryo zu erkennen sein. Da aber A. JOHNSON in Plate V Fig. 18 das Os pelvis eines zwanzigtägigen Hühnerembryo abbildet, bei welchem die Spina iliaca (*pp*) relativ sehr viel länger erscheint, als bei dem zuletzt erwähnten, in Plate V Fig. 7 abgebildeten, jüngeren Hühnerembryo, so müsste A. JOHNSON behaupten, dass die Reduktion der Spina iliaca wieder aufgegeben wird zu Gunsten eines nachträglich eintretenden Längenwachstums. Auf den Befund bei diesem Hühnerembryo im Vergleiche zu dem in Plate V Fig. 7 abgebildeten geht A. JOHNSON überhaupt bei der Diskussion der Frage nach der Reduktion der Spina iliaca gar nicht ein und lässt es auch ganz unberührt, dass auch in der nachembryonalen Zeit (wie ich gezeigt habe) ein Fortschreiten des Wachstums der Spina iliaca beobachtet werden kann. Ich kann aber auch nicht zugeben, dass die von A. JOHNSON publicirten Fig. 3, 4, 6 Plate IV naturgetreu wären. Es wird in diesen Figuren der Knorpel nicht von dem Perichondrium unterschieden, es bleibt daher unentschieden, ob in den Kontour der hier gezeichneten Skelettheile nicht auch das Gebiet des Perichondriums mit hineingezogen ist. Dass aber die Spina iliaca, oder wie A. JOHNSON<sup>3</sup> sie nennt, »der vordere Ast des Pubis« in seiner Länge fast drei Viertheilen des »hinteren Astes des Pubis« (Pubis, BUNGE)

<sup>1</sup> loco cit. pag. 17.

<sup>2</sup> loco cit. pag. 19.

<sup>3</sup> loco cit. pag. 19.



gleich kommt, wie dieses auch in Fig. 15 Plate V gezeichnet ist, muss ich mit Entschiedenheit in Abrede stellen und erklären, dass diese Zeichnung in noch höherem Grade als die übrigen Figuren die thatsächlich zu beobachtenden Verhältnisse nicht wiedergiebt.

Meine Angaben glaube ich genügend durch Abbildungen unterstützt zu haben, deren Vergleichung das beim Huhne im Laufe der Ontogenie erfolgende Längenwachsthum der Spina iliaca unzweifelhaft erkennen lässt.

Als Bestätigung des Befundes beim Hühnchen kann ich auch bei anderen Vögeln den Nachweis führen, dass die Anlage der Spina iliaca vom Processus ilei acetabularis ausgeht.

Bei einem *Tetrao tetrix* (Tibia 1, 5) habe ich konstatirt, dass vom Processus ilei acetabularis pubicus, welcher durch eine deutliche Trennungsspur vom Pubis getrennt ist, ein geringer, nur in vier Schnitten sichtbarer kegelförmiger Fortsatz ausgeht (Fig. 13 *sp. 17*), welcher genau in der Form, Richtung und Lage dem präacetabularen Fortsatze beim ausgewachsenen Birkhuhne entspricht. Während aber das ganze spätere Os pelvis aus wohl entwickeltem Knorpel besteht und schon im eigentlichen d. h. postacetabularen Ilium Ossifikationen eingetreten sind, wird diese Spina iliaca noch aus dicht gedrängten Zellen des Perichondriums gebildet. Diese Spina iliaca entspricht also in ihrer histologischen Zusammensetzung der Spina iliaca eines sechstägigen Hühnerembryo.

Bei einem *Anser cinereus* (Tibia 1, 2) cf. Fig. 14 findet man deutliche Trennungsspuren, welche das Pubis vom Processus ilei acetabularis pubicus und vom Processus ischii acetabularis trennen. (Zwischen dem Ischium und Ilium findet man keine Trennungsspuren mehr vor.) Diese deutlichen Trennungsspuren ermöglichen mit Sicherheit die Zugehörigkeit eines kleinen Fortsatzes, welcher in seiner Lage und Richtung mit dem präacetabularen Fortsatze bei ausgewachsenen Graugänsen übereinstimmt, zum Processus ilei acetabularis pubicus festzustellen und ihn als Spina iliaca zu deuten.

Aus den eben geschilderten Befunden bei *Gallus domesticus*, bei *Tetrao tetrix* und *Anser cinereus* ergiebt es sich, dass der präacetabulare Fortsatz genetisch dem Processus ilei acetabularis pubicus angehört. Im Einklange damit steht auch die schon längst bekannte und vielfach citirte Angabe, die auch ich bei allen von mir darauf hin untersuchten Hühnchen bestätigen konnte, dass die Spina iliaca nur vom Ilium aus ossificirt (cf. Fig. 4).

Die Spina iliaca tritt bei verschiedenen Vögeln zu verschiedener

Zeit auf. Es scheint dieses Auftreten in einem Zusammenhang mit der Entwicklungsstufe zu stehen, welche die Spina iliaca bei erwachsenen Vögeln besitzt.

Beim Huhne, bei welchem die Spina iliaca einen relativ hohen Grad von Ausbildung erreicht, legt sich dieser Fortsatz an, wenn die Bestandtheile des späteren Os pelvis in ihrer knorpeligen Anlage sich differenzirt haben. (Im Verlaufe des sechsten Tages.) Bei Tetrao tetrax und Anser cinereus erreicht die Spina iliaca in ausgewachsenem Zustande nicht so große Dimensionen wie beim Huhne. Bei ihnen legt sich die Spina iliaca auch knorpelig an, aber erst in einer späteren Entwicklungsperiode, wenn die Verknöcherung im Bereiche des postacetabularen Theiles des Ilium bereits begonnen. Bei ausgewachsenen Charadriomorphen ist die Spina iliaca kleiner als bei Tetrao tetrax und Anser cinereus. Bei Haematopus ostralegus (Tib. 1, 4), Numenius arquatus (Tib. 2, 6), Scolopax major (Tib. 1, 7), Tringa alpina (Tib. 1, 6) konnte, obgleich schon ausgedehnte Ossifikationen nachzuweisen waren, keine Andeutung einer Spina iliaca konstatiert werden. Derselbe Befund wurde bei einem Nestvogel von Machetes pugnax gemacht. Bei ausgewachsenen Lariden stellt die Spina iliaca einen sehr kleinen Höcker vor. Bei drei jungen Larus canus, bei denen die knöchernen Bestandtheile im Acetabulum zum Theile schon fest unter einander verwachsen waren und nur Reste eines Knorpelbelages der distalen Enden nachzuweisen waren, konnte noch nicht die geringste Andeutung einer Spina iliaca beobachtet werden.

Resumiren wir das eben Mitgetheilte, so ergibt sich, dass bei den Vögeln, bei welchen die Spina iliaca im ausgewachsenen Zustande relativ groß ist, dieselbe früh und zwar schon knorpelig auftritt. Bei Vögeln jedoch, bei welchen die Spina iliaca im ausgewachsenen Zustande relativ klein ist, ist eine knorpelige Anlage derselben nicht zu finden. Sie tritt hier erst in der nachembryonalen Zeit auf; da aber das Ilium zu dieser Zeit schon knöchern ist, so darf man wohl annehmen, dass die Spina iliaca bei diesen Vögeln als ein knöcherner Auswuchs der betreffenden Partie des Ilium entsteht. Hieraus geht hervor, dass die Spina iliaca eine nachträglich zu Stande kommende Bildung ist.

Da die bisher betrachteten Vögel sehr verschiedenen Abtheilungen der Carinaten angehören, so kann auf Grundlage des Mitgetheilten die erwähnte Auffassung der Spina iliaca so wie des Os pelvis als für alle Carinaten erwiesen hingestellt werden.

In Betreff der Ratiten scheint es mir nicht dem geringsten Zweifel zu unterliegen, dass dieselben wie die Carinaten ein Pubis besitzen und dass eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung auch bei Ratiten hinsichtlich des Pubis das gleiche Ergebnis liefern würde wie bei Carinaten (es lassen sich, wie später erwähnt werden soll, Spuren der Lageveränderung des Pubis noch bei erwachsenen Ratiten nachweisen); was dagegen den präacetabularen Fortsatz anlangt, so kann die für Carinaten begründete Auffassung desselben nicht ohne Weiteres auf die Ratiten übertragen werden.

An einem von MIVART<sup>1</sup> abgebildeten Os pelvis eines jungen Straußes sieht man in der Acetabularregion einen stumpfen Vorsprung, der vom Processus ilei acetabularis pubicus und dem Pubis, welche beide noch nicht knöchern mit einander verbunden sind, gebildet wird. Denselben Vorsprung finde ich bei einer jungen Rhea americana der Dorpater Sammlung und in einer Abbildung des Os pelvis eines jungen Casuarius, welche SABATIER<sup>2</sup> publicirt hat, ist dieser Vorsprung gleichfalls sichtbar. Aus diesen Befunden jedoch zu schließen, dass der präacetabulare Fortsatz der erwachsenen Ratiten sowohl vom Pubis wie vom Ilium gebildet wird, wie dieses BAUR<sup>3</sup> mit Bezugnahme auf die von SABATIER gegebene Abbildung behauptet, halte ich für unstatthaft.

Denselben Vorsprung findet man nämlich auch bei Carinaten in dem Entwicklungsstadium, in welchem das Pubis mit dem Processus ilei acetabularis pubicus noch nicht knöchern verbunden ist, sondern beide noch durch eine Knorpelscheibe von einander getrennt sind und zwar kann man diesen Vorsprung sowohl bei Carinaten konstatiren, die eine wohl ausgebildete Spina iliaca besitzen (z. B. beim Huhne), als auch bei solchen Formen, die im entwickelten Zustande keine Spina iliaca haben (z. B. Otis tarda).

Betrachtet man Fig. 4, welche das Os pelvis eines jungen Huhnes von der medialen Fläche darstellt, so findet man vor dem

<sup>1</sup> On the axial skeleton of the ostrich (*Struthio camelus*). Transactions of the zoological society of London. Vol. VIII. 1874. pag. 437. Fig. 74.

<sup>2</sup> Comparaison des ceintures et des membres antérieures et postérieures dans la série des vertébrés par ARMAND SABATIER. Extrait des Mémoires de l'académie des Sciences lettres de Montpellier. Section des sciences tom IX. Montpellier 1880. Planche VI Fig. 1.

<sup>3</sup> Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier von BAUR. Morph. Jahrb. 1885. Bd. X. Viertes Heft. pag. 614. BAUR sagt: »Hier geht die Trennungslinie zwischen Pubis und Ilium mitten durch den ‚Pectinealprocess‘; die obere Hälfte des Fortsatzes gehört dem Ilium, die untere dem Pubis an.«



Acetabulum die vom Ilium ossificirte Spina iliaca (*Sp.il*). Außer der Spina iliaca sieht man eine durch den Zusammentritt vom Processus ilei acetabularis pubicus und dem Pubis gebildete leistenförmige Erhebung (*em.il.pub*); man kann dieselbe Eminentia ileo-pubica nennen. Stellt man sich vor, dass an diesem Objecte die Spina iliaca fehlte, so würde in der Seitenansicht die vom Pubis und Ilium gebildete Eminentia ileo-pubica als stumpfer Fortsatz erscheinen. Es würde hier ein Befund vorliegen, der in der That übereinstimmt mit dem, den man an einem jugendlichen Exemplare von *Otis tarda* machen kann.

Gegenbaur hat bereits in den »Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel« *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft* Band VI Tafel VII Fig. 17 das Os pelvis einer jungen *Otis tarda* abgebildet, welches eine Eminentia ileo-pubica erkennen lässt. Völlig übereinstimmende Verhältnisse mit dieser von GEGENBAUR publicirten Abbildung, was die Eminentia ileo-pubica anbetrifft, habe ich an dem Os pelvis mehrerer jungen Trappen der Dorpater Sammlung gefunden. *Otis tarda* besitzt aber im entwickelten Zustande keine Spina iliaca. Man ersieht hieraus, dass die Eminentia ileo-pubica unabhängig von einer Spina iliaca in die Erscheinung tritt. Im Laufe der späteren Entwicklung verwischt sich die Eminentia ileo-pubica. Andeutungen an eine Eminentia ileo-pubica findet man jedoch noch bei völlig ausgewachsenen Vögeln, wie z. B. an dem Os pelvis des Haushuhnes (cf. Fig. 5 *em.il.pub*). Da die Eminentia ileo-pubica, wie wir sie bei Carinaten finden, vollständig mit dem bei den erwähnten jungen Ratiten gefundenen Vorsprung übereinstimmt, so ersieht man hieraus, dass der letztere eine Eminentia ileo-pubica ist und nicht etwa schon der von zwei Bestandtheilen des Os pelvis gebildete präacetabulare Fortsatz der ausgewachsenen Formen. Derselbe findet sich im entwickelten Zustande in einer Situation, die es vermuthen lässt, dass er sich im Anschlusse an diese Eminentia ileo-pubica entwickelt, es muss jedoch, da Entwicklungsstadien nicht bekannt sind, in denen mit Sicherheit die erste Anlage des präacetabularen Fortsatzes erkannt werden könnte, zunächst unentschieden bleiben, ob nur der vom Ilium stammende Theil der Eminentia ileo-pubica den präacetabularen Fortsatz bildet, wie dieses MIVART<sup>1</sup> behauptet, indem er sagt »the pubis does not

<sup>1</sup> MIVART, On the axial skeleton . . . . . Transact. of the zool. soc. of London. Vol. VIII. 1874. pag. 437.

seem to take any share in forming the iliopectinealspine«, oder ob auch das Pubis einen gewissen Antheil an der Bildung des präacetabularen Fortsatzes nimmt. Dieses ist indess eine untergeordnete Seite der Frage. Wesentlich erscheint, dass wenn man die Eminentia ileo-pubica der jungen Ratiten in ihrer Größe mit dem präacetabularen Fortsatze bei erwachsenen Ratiten vergleicht, man konstatiren kann, dass der präacetabulare Fortsatz der erwachsenen Ratiten viel größer ist und somit erst nachträglich entstanden sein muss. Am mindesten ausgebildet ist er bei *Casarius galeatus*, schon mehr entwickelt bei *Rhea americana*, noch weiter entfaltet beim Strauße; am stärksten entwickelt tritt dieser Fortsatz bei *Apteryx*<sup>1</sup> hervor. Dieses späte Auftreten des präacetabularen Fortsatzes lehrt auch bei Ratiten, dass er eine nachträgliche Bildung ist, und nicht ein Rudiment und hierin liegt eine wichtige Übereinstimmung mit den Befunden, welche bei Carinaten gemacht wurden. Sollte aber eine fernere Untersuchung feststellen, dass bei Ratiten auch das Pubis einen gewissen Antheil an der Bildung des präacetabularen Fortsatzes nimmt, welcher Fall auch denkbar wäre, so würde nur eine inkomplete Homologie des präacetabularen Fortsatzes der Ratiten gegenüber der Spina iliaca der Carinaten erwiesen sein, und das

---

<sup>1</sup> Der Umstand, dass bei den Ratiten der präacetabulare Fortsatz relativ stark entwickelt ist und bei *Apteryx* die größte Länge besitzt, scheint mir der Grund dafür gewesen zu sein, dass die Natur des präacetabularen Fortsatzes verkannt wurde. HUXLEY (On the Characters of the Pelvis etc. Proceedings of the royal soc. Vol. XXVIII. 1874. pl. VIII fig. 9), MARSH (Principal Characters of American etc. Amer. journal of sc. and arts. Vol. XVII. 1871. pl. IX fig. 3), HULKE (Note on a Modified Form of Dinosaurian Ilium etc. Quarterly Journal of the geological society. Vol. XXXII. Partie 3. Nr. 127. pag. 366) bezeichnen den präacetabularen Fortsatz bei *Apteryx* gewissermaßen als den unter den Vögeln am mindesten zurückgebildeten »Pectinealprocess der Dinosaurier«. Die Thatsache, dass bei *Apteryx* ein so stark entwickelter Fortsatz sich vorfindet, erscheint nicht besonders bedeutungsvoll bei Erwägung des Umstandes, dass zwar das Os pelvis aller Ratiten einzelne embryonale Eigenthümlichkeiten aufweist, dagegen aber in mancher Hinsicht einen so hohen Grad von Umformung zeigt, wie man ihn bei keinem einzigen anderen jetzt lebenden Vogel vorfindet. Die Symphysenbildung der Pubis bei *Struthio*, die ausge dehnte Symphyse, welche die Ischia bei *Rhea* bilden, sind vollständig isolirt dastehende Erscheinungen. Sie sind Folge einer hohen Entwicklung dieser Theile, und da nun bei zwei Ratiten eine bei anderen Vögeln nicht erreichte Entwicklung einzelner Bestandtheile des Os pelvis konstatirt ist, so hat es auch nichts Befremdendes, dass bei einem dritten Vertreter dieser Vogelgruppe, bei *Apteryx*, eine sehr starke Entwicklung des präacetabularen Fortsatzes sich vorfindet.

wäre nicht unverständlich da bei beiden Vogelabtheilungen der präacetabulare Fortsatz ein nachträglich gebildeter Theil ist.

Diese Auffassung der Spina iliaca kann weiter unterstützt werden durch einen Blick auf die Verhältnisse des präacetabularen Fortsatzes bei fossilen Vögeln. Wäre die Spina iliaca ein Rudiment, so ließe sich erwarten, dass sie bei fossilen Formen, namentlich bei den ältesten Vögeln relativ groß sei. Dies ist aber nicht der Fall. MARSH sagt von *Hesperornis regalis*<sup>1</sup>: »the true pubic element or ilio pectineal process is not larger than in many recent bird and is much inferior in size to the corresponding protuberance in the pelvis of *Geocoeyx* and of *Tinamus*«. Die Schwierigkeit, die in diesem Befunde für die von MARSH vertretene Auffassung des präacetabularen Fortsatzes als Pubis entsteht, bleibt hier unerwähnt. Bei *Apatornis celer* und *Ichthyornis victor*<sup>2</sup> ist ein präacetabularer Fortsatz gar nicht vorhanden und dieses wird auch von MARSH im Texte konstatirt<sup>3</sup>. Auch bei *Archaeopteryx* ist nach der Auffassung von DAMES<sup>4</sup> von einem Pubis (HULKE-MARSH) kaum etwas zu bemerken, d. h. es ist auch hier ein präacetabularer Fortsatz nicht vorhanden. Bei einer von OWEN beschriebenen *Dinornis* und zwar bei *Apatornis defossor* findet sich, wie aus OWEN'S Beschreibung hervorgeht, gleichfalls kein präacetabularer Fortsatz. OWEN hat auf die Existenz desselben besonders geachtet, wie aus folgendem Satz hervorgeht<sup>5</sup>: »The proportions and form of so much of the pubis as is preserved adhere to the ralline type of that bone, but the tubercle prominent below the fore part of the bone in most existing, Rallines is not developed in *Aptornis*.« Besonders interessant ist die Vergleichung des Os pelvis eines jetzt lebenden Ibis mit dem Os pelvis eines fossilen Ibis.

<sup>1</sup> *Odontornithes. A monograph of the extinct toothed birds of North America* by CH. MARSH. *Memoirs of the Peabody Museum of the Yale College*. Vol. I. New Haven 1880. pag. 73.

<sup>2</sup> MARSH, *Odontornithes* . . . . Plate XXXII.

<sup>3</sup> MARSH sagt l. c. pag. 163: The pubis has no distinct anterior process (*Ichthyornis victor*) und nennt somit sowohl hier als auch in der Erklärung der hierher gehörigen Abbildungen auf Plate XXXII den Theil wieder ein Pubis, von dem er an einer anderen Stelle (l. c. pag. 72) behauptet, nachgewiesen zu haben, dass er ein »Postpubis« ist.

<sup>4</sup> W. DAMES, *Über Archaeopteryx*. Berlin 1884. *Paläontologische Abhandlung* von W. DAMES und E. KAYSER. II. Bd. Drittes Heft. pag. 34.

<sup>5</sup> On *Dinornis* (Part XVII) containing a Description of the Sternum and Pelvis with or attempted Restoration of *Apatornis defossor* by Prof. OWEN. *Transactions of the zoological society*. Vol. VIII. pag. 125. Dazu Plate 14, 15, 16.



An einem Os pelvis von *Ibis falcinella* finde ich eine, wenn auch nur schwach entwickelte Spina iliaca. Das von MILNE EDWARDS<sup>1</sup> abgebildete Os pelvis eines *Ibis pagana* aus dem Mioцен hat aber nicht die geringste Andeutung eines präacetabularen Fortsatzes.

Es ergibt sich aus dieser Zusammenstellung, dass bei fossilen Vögeln entweder eine Spina iliaca vollständig fehlt oder, falls sie vorhanden, nur eine geringe Größe erreicht und dieses unterstützt weiter die Auffassung, dass die Spina iliaca nicht ein Erbstück von reptilienähnlichen Vorfahren ist, sondern eine erst bei den Vögeln auftretende Bildung darstellt.

Jetzt bleibt nur noch die Frage zu diskutieren, ob der Theil des Ilium, von welchem die Spina iliaca ausgeht, d. h. der von mir Processus ilei acetabularis pubicus genannte Theil, nicht vielleicht ein selbständiges Gebilde ist, welches bei Vögeln nur zuerst mit dem Ilium, später mit dem Pubis verwächst; DAMES<sup>2</sup> vermuthet dieses in Betreff des von ihm Praepubis genannten Theiles. Nach dieser Hypothese würde es sich um einen vierten Bestandtheil des Os pelvis der Vögel handeln. Diese Auffassung wäre aber nur in dem Falle berechtigt, wenn der entwicklungsgeschichtliche Nachweis geliefert werden könnte, dass in der That der Theil des Ilium, von welchem aus der präacetabulare Fortsatz sich entwickelt, d. h. der Processus ilei acetabularis pubicus eine selbständige Anlage hat. DOLLO, dem die Thatsache, dass der präacetabulare Fortsatz der Vögel vom Ilium aus ossificirt, bekannt war, vermuthet, dass dieses ein sekundärer Vorgang sei. Er behauptet<sup>2</sup> »qu'une séparation pendant le jeune âge entre la protubérance et l'ilium résoudrait le problème, en faveur de cette dernière hypothèse« (d. h. der Selbständigkeit des präacetabularen Fortsatzes). BUNGE fand, dass die Spina iliaca vom Pubis vollständig getrennt ist, mit dem Ilium jedoch zusammenhängt. A. JOHNSON vermochte weder die von BUNGE beobachtete Trennung der Spina iliaca vom Pubis, noch die von DOLLO postulierte Trennung der Spina iliaca vom Ilium nachzuweisen.

Eine Entscheidung dieser Frage ist beim Huhne nicht möglich, sie ist nur möglich bei solchen Formen, bei denen man alle Stadien der Entstehung des Processus ilei acetabularis pubicus verfolgen

<sup>1</sup> Recherches anatomiques et palaeontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France par M. A. MILNE EDWARDS. Atlas. Tome I. pl. 70 fig. 12.

<sup>2</sup> DAMES, Entgegnung an Herrn Dr. BAUR. Morph. Jahrb. X. Bd. pag. 608, 609; cf. auch Über Archaeopteryx. pag. 34.

kann. Solche Formen habe ich in den Lariden gefunden. Bei ihnen findet man bei der ersten Differenzirung der Knorpel des Os pelvis kaum Andeutungen von Acetabularfortsätzen. Ich verweise auf Fig. 6. Erst im Laufe der weiteren Entwicklung tritt ein Fortsatz des Ilium auf, welcher dem Pubis entgegenwächst und sich mit ihm verbindet. Ich habe diesen Vorgang Schritt für Schritt bei den Lariden beobachtet. Es ist also der Theil des Os pelvis, von welchem die Spina iliaca ausgeht, nicht als selbständiges Gebilde aufzufassen, sondern als ein Acetabularfortsatz des Ilium, welcher dem Pubis entgegenwächst und sich mit ihm verbindet.

In der Ahnenreihe, die wir für die jetzt lebenden Vögel voraussetzen dürfen, kann — wie ich weiter behaupten muss — eine Form nicht hineingehört haben, die ein Os pelvis besaß, wie es den ornithopoden Dinosauriern zukommt. Wie wir auch den dritten, ventral gelegenen Bestandtheil des Os pelvis von einem Ornithopoden auffassen mögen, in jedem Falle ist er höher differenzirt als das Pubis genannte Gebilde der Vögel und es deutet dieser Umstand für die ornithopoden Dinosaurier einen Entwicklungsgang an, der von dem der jetzt lebenden Vögel divergent abweicht.

Es giebt für die Herleitung des Os pelvis eines ornithopoden Dinosauriers, aus einer Form wie sie bei sauropoden Dinosauriern vorliegt, zwei Möglichkeiten. Wenn der von MARSH bei ornithopoden Dinosauriern »Pubis« genannte Theil homolog ist dem Pubis eines sauropoden Dinosauriers, so handelt es sich bei den ornithopoden Dinosauriern um die Neubildung eines Postpubis, welches bei den jetzt lebenden Vögeln kein Homologon hat, während der ältere Theil, das Pubis, bei ornithopoden Dinosauriern entweder seine ursprüngliche Lage beibehalten hat, oder sogar proximalwärts rotirt ist. Ist dagegen das »Pubis« (MARSH) eines sauropoden Dinosauriers homolog dem »Postpubis« eines ornithopoden, so muss auch hier die gleiche Lageveränderung, wie wir sie bei jetzt lebenden Vögeln ontogenetisch beobachten, angenommen werden. Ist dieses der Fall, dann ist der vordere Abschnitt bei ornithopoden Dinosauriern ein neugebildeter Theil des Pubis und nicht des Ilium wie bei carinaten Vögeln und darin drückt sich schon die Divergenz der Entwicklungsrichtung aus. Sollte die Meinung MIVART'S, dass der präacetabulare Fortsatz der Ratiten nur vom Ilium gebildet wird, somit ein Verhalten zeigt, wie wir es bei den Carinaten vorfanden, sich nicht als richtig erweisen, und sollten spätere Forschungen, wofür jedoch bis jetzt noch gar nichts spricht, zeigen, dass auch das Pubis einen gewissen Antheil

an der Bildung des präacetabularen Fortsatzes hat, so würde hieraus noch nicht folgen, wie BAUR dieses behauptet<sup>1</sup>, dass bei den Ratiten der Antheil des Pubis, der an der Bildung des präacetabularen Fortsatzes betheiligt ist, homolog ist dem präacetabularen Theil des Pubis (Pubis MARSH) der ornithopoden Dinosaurier. Das späte Auftreten des präacetabularen Fortsatzes bei Ratiten zeigt, dass wir es auch hier nicht mit einer ererbten Einrichtung zu thun haben können, sondern nur mit einer erst bei den Vögeln aufgetretenen Bildung.

Es zeigt sich also, dass die ornithopoden Dinosaurier nicht Stammformen der jetzt lebenden Vögel sein können. In so fern muss ich DAMES beistimmen<sup>2</sup>. Die ornithopoden Dinosaurier bilden einen Seitenzweig des gemeinsamen Sauropsidenstammes, welcher keine jetzt lebenden Nachkommen besitzt.

Die principielle Übereinstimmung, die wir zwischen den primitivsten Formen des Os pelvis der Lariden und dem Os pelvis der sauropoden Dinosaurier vorfanden, darf aber, wie es mir scheint, nicht zum Schlusse veranlassen, dass die Sauropoden Stammformen der Vögel wären; wohl aber kann man voraussetzen, dass in die Ahnenreihe der Vögel Formen hinein gehört haben, bei welchen die drei gesonderten Bestandtheile des Os pelvis im Princip in der gleichen Lagerung vorlagen, wie wir sie bei sauropoden Dinosauriern finden. Diese Anordnung der Bestandtheile des Os pelvis, der Umstand, dass beim Vogelembryo Pubis und Ischium fast gleich stark entwickelt sind, welches Verhältniss erst im Laufe der weiteren Entwicklung zu Gunsten des Ischium gestört wird, insbesondere aber die Divergenz des Pubis und Ischium bei Embryonen von Lariden und Colymbiden haben das Interesse, dass sie in höherem Grade, als es durch die BUNGE'sche Untersuchung bekannt geworden war, eine Reptilienähnlichkeit der frühesten embryonalen Formen des Os pelvis der Vögel zu erkennen geben.

Überblicken wir das bisher Gesagte, so geht hervor, dass die MARSH'sche Auffassung des Os pelvis der jetzt lebenden Vögel sich widerlegen lässt und dass die ältere Auffassung als die zutreffende erscheint. Wir müssen uns den phylogenetischen Entwicklungsgang

<sup>1</sup> BAUR, Das Becken der Vögel und Dinosaurier. Morphol. Jahrb. Bd. X. pag. 615.

<sup>2</sup> Die von DAMES angewandte Deutung des Os pelvis der Vögel kann ich jedoch nicht acceptiren, da sie mit der von HULKE und MARSH vertretenen Auffassung übereinstimmt.



des Os pelvis der Vögel so denken, wie dieses BUNGE zuerst ausgesprochen hat. Die bei diesem Vorgange allmählich eingetretene Lageveränderung des Pubis und des Ischium lässt sich sogar in Andeutungen noch bei jetzt lebenden Vögeln erkennen.

Bei den meisten Carinaten verläuft die Längsachse des Pubis parallel der Längsachse des Ilium (und das Gleiche gilt vom Ischium); betrachtet man jedoch die Situation, in welcher die Längsachse des Pubis (und des Ischium) zur Längsachse des Ilium stehen bei *Apteryx australis* und *Struthio camelus*, so findet man, dass der von ihnen eingeschlossene Winkel besonders bei *Apteryx* größer ist als bei *Rhea americana* und *Casuarus galeatus* und unter den Carinaten bei *Tinamus robustus*<sup>1</sup>. Bei *Geococcyx californianus*<sup>2</sup> ist dieser Winkel noch kleiner. Bei *Podiceps occidentalis*<sup>3</sup> liegt das Pubis und das Ischium parallel zum Ilium; die Winkelstellung ist hier also völlig ausgeglichen.

Diese Verschiedenheiten sind vom Standpunkte der MARSH'schen Auffassung unerklärbar, während sie bei der durch meine Untersuchung bestätigten Auffassungsweise geradezu gefordert werden, jedenfalls sich leicht dahin interpretieren lassen, dass die Stellung des Pubis und Ischium zur Längsachse des Ilium bei denjenigen Vögeln, bei welchen dieser Winkel größer ist, primitiver ist, als bei den Vögeln, bei welchen dieser Winkel nur gering ist oder völlig ausgeglichen ist. Es lässt sich folgende Reihe aufstellen bei Berücksichtigung der Größe des von der Längsachse des Pubis und des Ischium einerseits und der Längsachse des Ilium andererseits eingeschlossenen Winkels: *Apteryx*, *Struthio*, *Rhea*, *Casuarus* und *Tinamus*, *Geococcyx* und *Podiceps*. Die primitivsten Verhältnisse zeigen also die Ratiten, insbesondere *Apteryx* und *Struthio*. Am weitesten fortgeschritten ist diese Verlagerung des Pubis bei den Carinaten, insbesondere bei *Podiceps*.

Der Umstand, dass ich eine größere Zahl von verschiedenen Vögelarten untersucht habe, machte es mir möglich, schon bei der ersten Anlage des Os pelvis Verschiedenheiten zu konstatieren. Es ist nicht ohne Interesse, hierauf noch einen Blick zu werfen, weil sich hierbei die zuerst von C. K. HOFFMANN vertretene Auffassung bestätigen lässt, dass in der That beim Hühnchen der Entwicklungs-

<sup>1</sup> *Odontornithes*. pag. 73. Fig. 20.

<sup>2</sup> *Odontornithes*. pag. 73. Fig. 19.

<sup>3</sup> *Odontornithes*. pag. 71. Fig. 17.

gang ein sehr verkürzter ist und dasselbe daher nicht geeignet ist, bei embryologischen Untersuchungen als Repräsentant der Klasse der Vögel zu fungiren. In dem zusammenhängenden kleinzelligen Gewebslager, welches die erste Anlage des Os pelvis bildet, treten bei wildlebenden Vögeln stets drei isolirte Knorpel auf: Ilium, Ischium und Pubis haben somit eine selbständige knorpelige Anlage.

Bei *Larus canus*, *Larus ridibundus*, *Sterna hirundo*, *Podiceps cornutus* finden wir, dass Ilium, Ischium und Pubis durch sehr breite Zonen eines kleinzelligen Gewebslagers von einander geschieden sind. Erst im Laufe der weiteren ontogenetischen Entwicklung treten an den acetabularen Enden des Ischium und des Ilium Fortsätze auf, durch welche Pubis, Ischium und Ilium unter einander in Verbindung treten.

Bei einer anderen Gruppe von Vögeln und zwar bei: *Haematopus ostralegus*, *Anas domestica*, *Corvus cornix*, *Corvus frugilegus*, treten schon bei der ersten knorpeligen Differenzirung der Bestandtheile des Os pelvis mehr oder minder stark entwickelte knorpelige Processus acetabulares auf. Zwischen den einzelnen Processus acetabulares findet man jedoch noch eine Zone eines kleinzelligen indifferenten Gewebslagers.

Beim Haushuhne ist der Befund ein so verschiedener, dass dieser Gegenstand einer besonderen Besprechung bedarf.

In den frühesten Stadien, bei Embryonen des fünften Tages, findet man eine vollständige zusammenhängende Gewebsmasse, welche keinen Knorpel erkennen lässt, aber dieselben Kontouren zeigt, wie das Os pelvis, wenn es knorpelig angelegt ist. Der Nervus obturatorius ist nicht von den dichten Gewebsmassen umschlossen, wie man dieses bei *Podiceps cornutus* im betreffenden Stadium vorfindet (cf. Fig. 1).

Der Befund bei Embryonen des Huhnes, bei denen das Os pelvis schon mehr oder weniger weit knorpelig ausgebildet war, ist folgender:

Unter 21 von mir untersuchten Embryonen des sechsten, siebenten und achten Tages fand ich in 21 Fällen das Ischium und das Ilium im kontinuierlichen Zusammenhange. Nur in einem einzigen Falle fand ich, es betrifft dieses den für Fig. 11a benutzten achttägigen Embryo, zwischen Ischium und Ilium eine deutliche Trennungsspur, d. h. eine breite Zone von einem sehr intercellularsubstanzarmen Knorpelgewebe. Dieser Befund lässt vermuthen, dass bei diesem einen Embryo das Ischium dem Ilium gegenüber in

einer früheren Entwicklungsperiode z. B. am sechsten Tage einen gewissen Grad von Selbständigkeit bewahrt hatte, wie dieses bei wild lebenden Vögeln stets der Fall ist.

Was das Verhältnis des Pubis zum Ilium und Ischium anbetrifft, so sind folgende Befunde zu notiren:

Bezeichnung der Objekte.	Pubis und Ilium	Pubis und Ischium.	Ilium und Ischium.
--------------------------------	-----------------	--------------------	--------------------

### Hühnchen, sechs Tage alt.

VI	getrennt <sup>1</sup>	getrennt	zusammenhängend <sup>3</sup>
V	Trennungsspur <sup>2</sup>	-	-
IV	-	medial zusammen- hängend <sup>4</sup>	-
I	zusammenhängend	-	-
III	-	getrennt	-

### Hühnchen, sieben Tage alt.

II	getrennt	getrennt	zusammenhängend
VI	-	-	-
VIII	Trennungsspur	Trennungsspur	-
XI	-	-	-
XII	-	-	-
XIII	-	-	-
XIV	-	-	-
XV	-	-	-
V	zusammenhängend	-	-
III	-	getrennt	-
IV	-	-	-
VII	-	-	-
IX	-	-	-
X	-	Trennungsspur	-
I	-	medial zusammen- hängend	-

<sup>1</sup> Getrennt, d. h. zwischen beiden Knorpeln findet sich eine Zone eines indifferenten Gewebes.

<sup>2</sup> Trennungsspur, d. h. zwischen den beiden Knorpeln findet sich eine Zone eines intercellularsubstanzärmeren Knorpelgewebes.

<sup>3</sup> Zusammenhängend, d. h. beide Theile sind durch eine Zone von Knorpelgewebe unter einander verbunden.

<sup>4</sup> Medial zusammenhängend, d. h. in den am meisten medial gelegenen Schnitten der betreffenden Serie lässt sich eine Trennung der Knorpel nicht mehr nachweisen.



Bezeichnung der Objekte.	Pubis und Ilium.	Pubis und Ischium.	Ilium und Ischium.
--------------------------------	------------------	--------------------	--------------------

## Hühnchen, acht Tage alt.

II	getrennt	getrennt	Trennungsspur
I	Trennungsspur	Trennungsspur	zusammenhängend
III	-	-	-
IV	-	-	-

## Hühnchen, neun Tage alt.

I	Trennungsspur	zusammenhängend	zusammenhängend
II	-	-	-

Resumieren wir das beim Huhne Gefundene, so finden wir, dass Ilium und Ischium meist als zusammenhängende Knorpelmasse auftreten, nur in einem einzigen Falle konnte ich zwischen ihnen eine deutliche Zone intercellularsubstanzarmen Knorpelgewebes nachweisen. Das Pubis tritt in einer Anzahl von Fällen als völlig selbständiger Knorpel auf, als Anklang an jene ausnahmslose Selbständigkeit der Anlage des Pubis bei dem Os pelvis frei lebender Vögel. Selbst in den günstigsten Fällen ist die Zone der dicht stehenden Zellen, welche das Pubis vom Ilium oder Ischium trennen, sehr gering und erreicht nicht einmal die Breite wie bei den Coracomorphae.

In anderen Fällen findet man, dass das Pubis mit dem Ilium schon vollständig zusammenhängt oder nur durch eine Zone eines intercellularsubstanzarmen Knorpels von ihm getrennt ist. Auch zwischen Pubis und Ischium lässt sich bei manchen Embryonen ein Zusammenhang konstatiren. Diese Befunde können nur erklärt werden, entweder durch die Annahme einer bereits eingetretenen Verwachsung oder eines gleich bei der ersten Anlage gegebenen Zusammenhanges. Für die älteren Stadien (Embryonen des siebenten, achten und neunten Tages), in denen der Knorpel schon wohl entwickelt ist, müssen wir annehmen, dass auch hier, wie wir dieses bei wild lebenden Vögeln stets beobachten, eine Verwachsung des Pubis mit den übrigen Bestandtheilen stattgefunden resp. sich einleitet (die Fälle, bei welchen sich noch eine Zone intercellularsubstanzarmen Knorpels findet). Bei den jüngsten Stadien (Embryonen des sechsten Tages) ist eine spätere Verwachsung nicht anzunehmen,

da das Knorpelgewebe sich erst eben differenziert hat und damit die frühe Entwicklungsstufe bekundet, auf der das ganze Gebilde steht. Für die jüngsten Stadien ist somit im Hinblick auf die eben erörterten Fälle eine verkürzte Ontogenie resp. Connascenz zu konstatieren.

Auch die auf den ersten Blick befremdende Thatsache, dass das Ilium mit dem Ischium mit Ausnahme eines Falles stets verschmolzen, das Pubis jedoch noch in einer Anzahl von Fällen selbständig ist, findet ihre natürliche Erklärung in der Annahme einer Connascenz, denn es ist eine von mir bei Embryonen von wild lebenden Vögeln in vielen Fällen beobachtete Thatsache, dass bei der ontogenetischen Verschmelzung der drei isolirten Knorpel Ilium und Ischium zuerst unter einander verschmelzen, dann erst Ilium und Pubis oder Ischium und Pubis. Ich verweise nur auf Fig. 14. Hier findet man zwischen Ischium und Ilium eine vollständige Verschmelzung, zwischen Pubis und Ilium wie zwischen Ischium und Pubis findet man jedoch noch eine Schicht von intercellularsubstanz-armen Knorpelgewebe.

Die Thatsache, dass bei der Untersuchung einer größeren Anzahl von Hühnerembryonen konstatiert werden kann, dass der Befund ein sehr verschiedener ist, selbst bei Embryonen derselben Altersstufe, zeigt, wie ungerechtfertigt es war, dass A. JOHNSON nach Untersuchung einer geringen Zahl von Hühnerembryonen die von BUNGE auch bei anderen Vögeln nachgewiesenen Verhältnisse nicht nur in Abrede stellte, sondern BUNGE sogar einer oberflächlichen Untersuchung beschuldigte<sup>1</sup>.

Auch in einer anderen Hinsicht ist der abweichende Befund beim Huhne von Werth, denn er zeigt, dass die bei einer Vogelart gemachten Befunde, zumal bei einer Vogelart, die einer langen Domestikation unterworfen gewesen ist, nicht ohne Weiteres als für alle anderen Vogelarten geltend angesehen werden dürfen.

Fassen wir die Resultate dieser Untersuchung zusammen, so

---

<sup>1</sup> The development of the pelvic girdle. Studies from the morphol. labor. in the univ. of Cambridge. pag. 18 und 19. Ich will nicht unterlassen, hier zu bemerken, dass die von BUNGE angefertigten kontinuierlichen Schnittserien im vergleichend-anatomischen Institute der Universität Dorpat als Belegstücke für die BUNGE'schen Untersuchungen aufbewahrt werden. Eine Durchsicht dieser Serien hat mich davon überzeugt, dass dieselben BUNGE's Angaben vollständig rechtfertigen und dass BUNGE keineswegs den groben Fehler in der Kombination der Schnittserien begangen, den A. JOHNSON voraussetzen für zulässig gehalten hat.

ergiebt sich, dass die MARSH'sche Deutung des Os pelvis der Vögel nicht bestätigt werden kann. Das Os pelvis der Vögel setzt sich nur aus einem Ilium, Ischium und Pubis zusammen, ein »Postpubis« ist in demselben nicht vertreten. Die drei Bestandtheile des Os pelvis der Vögel haben bei ihrem ersten Auftreten im Princip dieselbe Lagerung wie die homologen Bestandtheile bei gewissen fossilen Reptilien. Es ergiebt sich aber auch, dass das Os pelvis sich nicht bei allen Vögeln in gleicher Weise anlegt.

Bei allen wild lebenden Vögeln findet man stets, dass den drei in gewissen Stadien durch Knorpelscheiben abgrenzbaren knöchernen Bestandtheilen des Os pelvis: Ilium, Ischium und Pubis drei völlig getrennte Knorpel entsprechen.

Beim Huhne vermochte ich nur in einem einzigen Falle Verhältnisse nachzuweisen, welche sich den bei wild lebenden Vögeln beobachteten Verhältnissen näherten. Es betrifft dieses einen Hühnerembryo von acht Tagen. Ich fand bei demselben, dass das Pubis selbständig war. Zwischen Ilium und Ischium konnte ich nur eine Zone eines intercellularsubstanzarmen Knorpels nachweisen. In allen anderen Fällen, selbst in den frühesten Stadien, in denen überhaupt Knorpelintercellularsubstanz nachgewiesen werden konnte, waren Ischium und Ilium ohne eine jede Trennungsspur verbunden. Das Pubis legt sich jedoch beim Huhne in der Mehrzahl der Fälle noch selbständig an. Wenden wir uns zum präacetabularen Fortsatze (*d*), so hat sich sowohl auf Grundlage der ersten knorpeligen Anlage als auch auf Grundlage des Ossificationsprocesses feststellen lassen, dass er ein Fortsatz des Ilium und zwar des Processus ilei acetabularis pubicus ist und dass an seiner Bildung das Pubis bei Carinaten in keiner Weise betheiligt ist, dass er auch nicht als ein selbständiges Gebilde, als eine vierte Komponente des Os pelvis, aufgefasst werden darf (dieses gilt auch für die Ratiten). Der Fortsatz ist auch nicht ein von reptilienähnlichen Vorfahren ererbtes, sondern ein erst nachträglich zu Stande gekommenes Gebilde. Die Dinosaurier, insbesondere die ornithopoden Dinosaurier, sind nicht Ahnen der Vögel, sondern sie sind ein Seitenzweig des gemeinsamen Saurosidenstammes, welcher keine jetzt lebenden Nachkommen besitzt.

Vergleichend - anatomisches Institut der Universität Dorpat,  
April 1887.

---



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII—X.

Die Abbildungen der mikroskopischen Schnitte wurden vermittels einer ABBE'schen Camera lucida mit großem Spiegel angefertigt. Die Kontouren der in Fig. 4 und 5 abgebildeten Ossa pelvis wurden mit Hilfe eines SCHRÖDER'schen Dioptrographen festgestellt und darauf die Abbildungen nach den Objekten gezeichnet. Die Vergrößerung wird durch einen Bruch angegeben.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

*B.sp.il.* Basis der Spina iliaca,

*em.il.pub.* Eminentia ilio pubica,

*Fmr.* Femur,

*Fmrkpf.* Femurkopf,

*Il.* Ilium,

*Isch.* Ischium,

*Pub.* Pubis,

*n.crur.* Nervus cruralis,

*n.isch.* Nervus ischiadicus,

*n.obt.* Nervus obturatorius,

*Os.* Ossifikation,

*Pr.act.il.* Präacetabularer Theil des Ilium,

*Prchm.* Perichondrium,

*Pr.il.act.pub.* Processus ilei acetabularis pubicus,

*Sp.il.* Spina iliaca,

*Tib.* Tibia,

*Tr.* Zone eines indifferenten Gewebes,

*Tr.sp.* Trennungsspur (Zone eines intercellularsubstanzarmen Knorpels).

- Fig. 1. Sagittalschnitt. Podiceps cornutus. L. d. h. Extr. 0,4.  
b ventraler und distaler Fortsatz der Anlage des Os pelvis,  
c ventraler und proximaler Fortsatz.
- Fig. 2. Querschnitt. Totanus calidris. L. d. h. Extr. 0,35.
- Fig. 3. Sagittalschnitt. Podiceps cornutus. L. d. h. Extr. 0,5.
- Fig. 4. Os pelvis eines jungen Huhnes von der medialen Seite dargestellt.
- Fig. 5. Os pelvis eines erwachsenen Huhnes von der medialen Seite dargestellt.
- Fig. 6. Sagittalschnitt der rechten Körperhälfte von Larus ridibundus. L. d. h. Extr. 0,4.
- Fig. 7, 8, 9. Querschnitte durch die linke Körperhälfte desselben Embryo von Larus ridibundus.

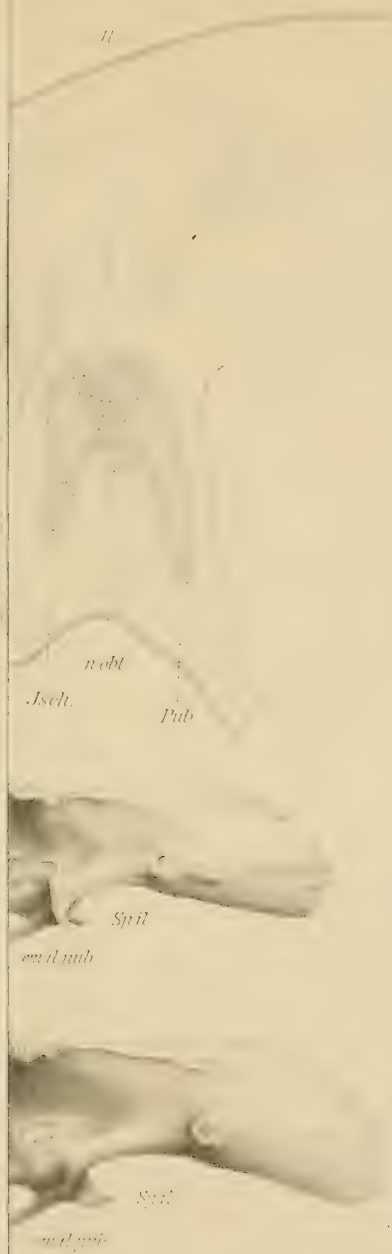


Fig. 113



Fig. 114



Fig. 115



Fig. 116





Fig.



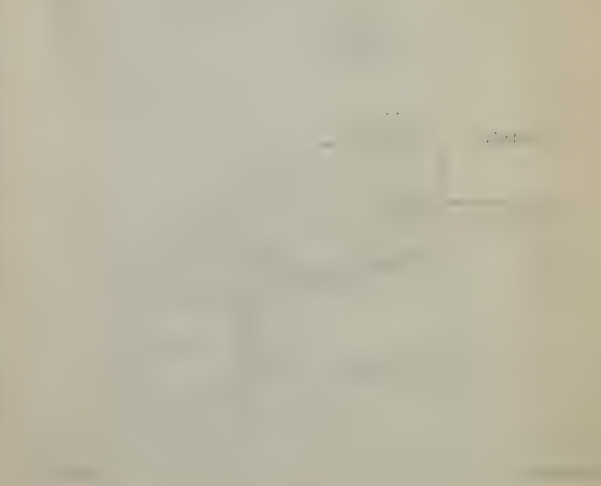
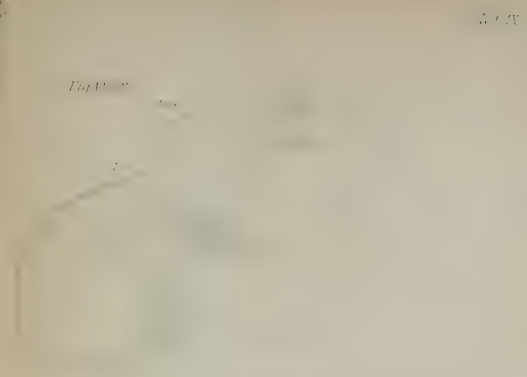
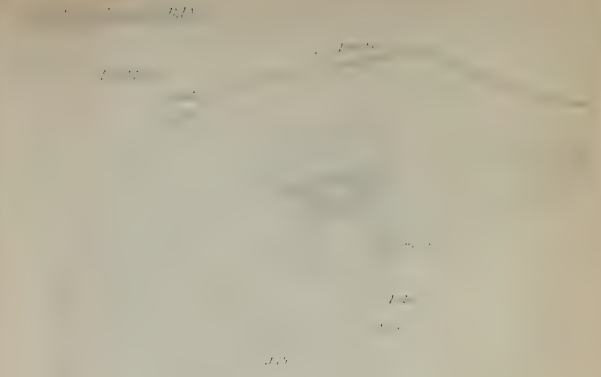


Fig. XIII (??)

n. crur.  
Pril act pub

Tr. sp.

Tr. sp.

Pril act pub

Fig. XIV (??)

Tr. sp.

Pril act pub

Pril act pub

Spil

Tr. sp.

Spil



Fig. 1

*Prothet pub*



Fig. 2



*Fig. XIII 77*



*Fig. XIV 77*



*Asch*

Fig. 177

*Fig. XV 77*



Zwischen den in Fig. 7 und 8 abgebildeten Schnitten liegen vierzehn Schnitte. Zwischen den in Fig. 8 und 9 abgebildeten Schnitten liegen acht Schnitte.

Fig. 10. Sagittalschnitt. Hühnerembryo. Sechs Tage alt.

Fig. 11 *a*. Sagittalschnitt. Hühnerembryo. Acht Tage alt.

Fig. 11 *b*. Mehr lateral gelegener Schnitt derselben Serie.

Die Spina iliaca (*Sp.il.*) ist im Schnitte in ihrer äußersten Spitze getroffen. Zwischen den in Fig. 11 *a* und 11 *b* abgebildeten Schnitten liegen sechs Schnitte.

Fig. 12. Sagittalschnitt. Hühnerembryo. Neun Tage alt. Nur die in ihrer äußersten Spitze getroffene Spina iliaca und der Durchschnitt durch das Femur sind in dieser Abbildung wiedergegeben.

Fig. 13. Sagittalschnitt. Acetabularregion von *Tetrao tetrax*. L. d. Tibia 1,15.

Fig. 14. Sagittalschnitt. Acetabularregion eines *Anser cinereus*. L. d. Tibia 1,2.

---

# Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien.

Von

**Dr. Fr. Maurer,**

Assistent am Anatomischen Institut zu Heidelberg.

---

Mit Tafel XI—XIII und 6 Figuren im Text.

---

Bei Gelegenheit der Untersuchung über die Schilddrüse und Thymus der Teleostier hatte ich bereits die Amphibien in den Kreis der Beobachtung gezogen; doch erkannte ich bald, dass die Verhältnisse so verschiedene waren, dass jede der beiden Klassen zunächst eine gründliche selbständige Untersuchung erforderte und daher blieben die Amphibien aus den früheren Schilderungen ganz fort.

Von den Amphibien aus erwartete ich ein Verständniss für die Bildungsvorgänge und Rückbildungen, welche in der Region der Kiemenspalten bei höheren Wirbelthieren sich abspielen, zu erhalten. — Die Schilddrüse entwickelt sich bekanntermaßen bei allen Wirbelthieren aus einer unpaaren Anlage, nur bei Säugethieren vereinigen sich mit dieser noch paarige Bildungen, welche das Organ hier, im Gegensatz zur Schilddrüse sämtlicher niederen Wirbelthiere, als ein zusammengesetztes erscheinen lassen würden. Bei niederen Vertebraten sind zwar gleichfalls paarige vom hinteren Abschnitt der Kiemenhöhle ausgehende Körper beschrieben, doch vereinigen sich diese niemals mit der Schilddrüse.

Die Thymus entwickelt sich nach sämtlichen Beobachtungen aus den dorsalen Taschen der Kiemenspalten. Es sind dabei sehr verschiedene Spalten in Verwendung gezogen, bald sämtliche, bald nur vordere, bald nur hintere. Die Säugethierthymus nimmt wieder eine Ausnahmestellung ein, in so fern sie hauptsächlich aus ventralen



Kiementaschen. und zwar der dritten beiderseits, sich bilden soll. Sie ist in keine Beziehung gebracht mit der Thymus niederer Wirbelthiere.

Bei Fischen bestanden Schilddrüse und Thymus neben dem respiratorisch fungirenden Kiemenapparat. Bei Amphibien, wenigstens bei caducibranchiaten, bildet sich der gesammte Kiemenapparat. der in dem Larvenstadium noch die Funktion der Athmung versieht. ontogenetisch zurück. Damit obliteriren auch die Kiemenhöhle und die Kiemenspalten. Es können in Folge dessen in der Klasse der Amphibien zum ersten Male neben der Schilddrüse und der Thymus noch wirkliche Kiemenreste auftreten, deren Vorhandensein noch nicht bekannt ist. Es mag dadurch einerseits ein neues Licht auf die vielfach beschriebenen Nebenschilddrüsen geworfen werden, andererseits dürften die entsprechenden Befunde bei höheren Wirbelthieren leichter zu beurtheilen sein. Es versteht sich von selbst, dass Kiemenreste nur dann eine Bedeutung haben können, die über die Klasse der Amphibien hinausreicht, wenn sie nicht von den respiratorisch fungirenden Büschel- oder Blättchenbildungen direkt ausgehen, sondern wenn sie von der Wandung der Kiemenhöhle, oder von den Kiemenspalten ihren Ursprung nehmen. Kiemenblättchen oder -Büschel kommen von den Reptilien an nicht mehr zur Entwicklung, können also dort auch keine Reste hinterlassen, wohl aber ist solches von den Kiemenspalten möglich.

## Historisches.

### a. Allgemeines.

Es ist überflüssig, einen historischen Überblick über die gesammte Litteratur der Schilddrüse und Thymus zu geben. Das Nothwendige wurde schon früher gesagt. Ich beschränke mich darauf, die bis jetzt vorliegenden Thatfachen zusammenzufassen, damit die Anknüpfungspunkte für vorliegende Arbeit verständlich werden.

Bei sämmtlichen gnathostomen Wirbelthieren ist für die Schilddrüse eine unpaare median gelegene Anlage nachgewiesen, welche immer sehr frühzeitig aus dem ventralen Schlundepithel in der Gegend der zweiten Kiemenspalte durch Ausstülpung hervorgeht und zuerst in der vorderen Theilungsgabel des Herzschlauches gelegen ist. Diese Anlage schnürt sich sehr rasch von ihrem Mutterboden ab und kann durch Theilung zu einem paarigen Organe werden. Sie nimmt schon sehr früh den Charakter einer acinösen Drüse an, deren Aus-

führgang fehlt. Späterhin ist sie zusammengesetzt aus einer Gruppe rundlicher Bläschen, die von einschichtigem kubischem Epithel ausgekleidet und mit Colloid gefüllt sind. In der Regel ist dieses Gebilde sehr reichlich vascularisirt.

Bei Cyclostomen ist ebenfalls eine Schilddrüse nachgewiesen und zwar zeigt sie sich bei *Petromyzon* von gleichem Bau wie bei gnathostomen Wirbelthieren, geht aber aus einem Organe des *Ammonoetes* hervor, welches noch als Drüse fungirt und seiner Lage wie seinem Bau nach mit der Hypobranchialrinne der Tunicaten übereinstimmt. Aus diesen thatsächlichen Verhältnissen wurde die stammesgeschichtliche Bedeutung der Schilddrüse erwiesen (MÜLLER, CALBERLA, SCOTT). Während hiernach die Schilddrüse als ein Organ sich kund giebt, welches phylogenetisch älter ist, als der Apparat der Kiemenspalten, hat man neuerdings Bildungen anderen Ursprungs mit der Säugethierschilddrüse in Beziehung gebracht, indem paarige Abschnürungen der vierten Schlundspalte beschrieben wurden, welche sich allmählich der vorderen unpaaren Anlage nähern und, sich mit dieser vereinigend, die seitlichen Lappen der Säugethierschilddrüse bilden (BORN).

Mit diesen Gebilden hat VAN BEMMELEN ein ebenfalls paariges Organ in Beziehung gebracht, welches er bei Selachiern auffand und als Supraperikardialkörper bezeichnete. Derselbe bildet sich in Form einer Ausstülpung des Epithels der ventralen Schlundwand hinter der sechsten Kiemenspalte und findet sich so gelagert, dass VAN BEMMELEN ihn als das Rudiment einer siebenten Schlundspalte deuten zu dürfen glaubt. Diese Ausstülpung schnürt sich jederseits sehr frühzeitig von ihrem Mutterboden ab und stellt später ein paariges Gebilde dar, welches am Orte seiner Entstehung liegen bleibt und histologisch sich wie die Schilddrüse verhalten soll, ohne indessen jemals mit ihr zu verschmelzen. Ein solches Gebilde fehlt bei *Heptanchus*, was die Deutung als rudimentäre siebente Kiemenspalte stützt. Hingegen findet sich bei *Chimaera* eine Rückbildung des sechsten Spaltenpaares, welches ohne Spuren zu hinterlassen schwindet; und dennoch liegt hinter diesem noch ein Supraperikardialkörper.

Bei Teleostiern vermisste ich die Bildung eines solchen Körpers.

Bei Batrachiern hat MEURON ein Bläschen beschrieben, welches er mit dem Supraperikardialkörper homologisirt. Auch bei Reptilien und Vögeln fand MEURON gleiche Gebilde. Bei einigen Reptilien (Eidechsen) bilden sie sich nur einseitig aus. Alle diese Gebilde, welche nie mit der Schilddrüse der betreffenden Thiere verschmelzen,

fasst MEURON als *glandes thyroides accessoires* zusammen. Bloß bei Säugethieren bilden sie, wie erwähnt, durch Verschmelzung mit der vorderen Anlage einen integrierenden Bestandtheil der Schilddrüse. Bei näherem Eingehen auf die einzelnen Wirbelthierklassen würde M. gefunden haben, dass die Nebenschilddrüsen durchaus verschiedener Herkunft sind und dass für die meisten so bezeichneten Gebilde der genannte Ausdruck durchaus ungeeignet ist.

VAN BEMMELEN ist vorsichtiger in der Deutung dieser Bildungen. Bei Reptilien beschreibt er ein dem Supraperikardialkörper homologes Organ, aber neben diesem sowie neben Thymus und Schilddrüse schildert er noch epitheliale Gebilde, welche nach Rückbildung der Kiemenspalten erhalten bleiben. Besonders wird ein solches Derivat der dritten Spalte konstant gefunden, welches die Carotidendrüse der amnioten Wirbelthiere darstellen soll. Dieselbe liegt der hinteren Fläche des Carotidenstammes an und hat epithelialen Bau. Ob Colloid enthaltende Acini darin vorkommen, wird nicht angegeben. Die Carotis soll an der Stelle, wo ihr dieses Gebilde anlagert, einen schwachen Plexus bilden.

Bei Vögeln schildert VAN BEMMELEN ebenfalls epithelial gebaute Derivate der dritten und vierten Kiemenspalte. Der Rest der vierten Spalte wurde von MEURON als Homologon des Supraperikardialkörpers geschildert. VAN BEMMELEN bestreitet dies und betont seinen von der Schilddrüse verschiedenen Bau.

Es erhellt aus diesen verschiedenen Angaben, dass die genetische Bedeutung all dieser Bildungen, die als Nebenschilddrüsen, Supraperikardialkörper und Carotidendrüse der höheren Wirbelthiere beschrieben wurden, durchaus unklar ist und aus den oben angeführten Gründen erscheinen die Amphibien als diejenige Gruppe, bei welcher am besten Aufklärung zu erwarten ist. Ich erinnere hier nochmals speciell an die Kiemenathmung der Larven, die Rückbildung des gesammten Kiemenapparates im Verlaufe der individuellen Entwicklung während der Metamorphose und die dadurch bedingte Möglichkeit des Vorhandenseins von Kiemenresten im höheren Alter. Das bis jetzt über die Amphibien Bekannte bleibt genauer zu besprechen, nachdem die Thymus in kurzen Zügen in Betreff ihrer Entwicklung behandelt ist.

Von der Thymus ist bekannt, dass sie bei Selachiern aus dorsalen Epithelknospen sämtlicher Kiemenspalten hervorgeht (DOHRN). Diese Knospen schnüren sich frühzeitig von ihrem Mutterboden ab und verschmelzen zu einheitlicher Masse.



Bei Teleostiern fand ich dorsale Epithelknospen der vier hinteren Kiemenspalten. Hier bleibt die Thymus mit dem Epithel der Kiemenhöhle stets in Zusammenhang.

Bei Amphibien ist nur die Entstehung der Thymus der Anuren bekannt (GÖTTE, MEURON). Sie bildet sich aus einer dorsalen Knospe der zweiten Kiemenspalte. Bei Urodelen sind die Verhältnisse unbekannt.

Bei den verschiedenen Abtheilungen der Reptilien nimmt die Thymus nach VAN BEMMELEN ihre Entwicklung aus ganz verschiedenen Kiemenspalten, aber stets durch Wucherung von den dorsalen Taschen derselben. Bei Eidechsen ist es die zweite und dritte, eben so bei Schildkröten, Amphisbaeniden und Hatteria. Bei Schlangen hingegen entwickelt sie sich aus der vierten und fünften Kiemenspalte.

Die Vogelthymus entsteht nach VAN BEMMELEN aus dem Gipfel der dritten Kiemenspalte, welcher nach vorn in einen langen Strang auswächst. Die vierte Spalte theilweife sich auch, bildet aber nur einen unbedeutenden hinteren Theil des Organes. Auch hier bleiben epitheliale Reste der dritten und vierten Spalte erhalten.

Bei Säugethieren entwickelt sich die Thymus nach HIS aus der Auskleidung der vierten, dritten und theilweise noch zweiten Schlundfurchen, sowie aus dem Überzug der zugehörigen Wülste dadurch, dass auf der Grenze von Kopf und Hals diese Theile in die Tiefe geschoben und von der Oberfläche abgetrennt werden. HIS bezeichnet diese Gegend als Sinus praecervicalis und giebt an, dass somit die epitheliale Thymusanlage ektodermaler Herkunft ist.

Nach MEURON entwickelt sich die Thymus der Säuger aus einem nach hinten wachsenden ventralen Schlauch der dritten Kiemenspalte. Auch dorsal bleibt ein solides Knötchen dieser Spalte bestehen. Ein gleiches dorsales Gebilde der vierten Kiemenspalte soll die Carotidendrüse der Säuger vorstellen.

## b. Specielles über Amphibien.

Was die vorerwähnten Organe speciell bei Amphibien betrifft, so will ich, da sie uns den Stoff zu den folgenden Schilderungen geben, mit Bezugnahme auf Obiges, etwas näher auf das über sie Bekannte eingehen. Am genauesten wurde die Entwicklung der Schilddrüse von *Rana temporaria* durch W. MÜLLER beschrieben. Dieser Autor schildert uns das Organ von seiner ersten Entwicklung bis zur vollendeten Metamorphose des Frosches.

Die erste Anlage der Schilddrüse zeigt sich bei Larven, die gerade das Ei verlassen haben, als eine runde mediane Ausstülpung des ventralen Schlundepithels in die Theilungsgabel des S-förmig gekrümmten Herzschlauches. Die Ausstülpung, in welche sich das Lumen der Kopfdarmhöhle fortsetzt, wird durch Wucherung der sie auskleidenden Epithelzellen solide und schnürt sich von ihrem Mutterboden ab. Es bildet sich sodann die knorpelige Zungenbein-Copula. Indem die Schilddrüsenanlage sich dem hinteren dreieckigen Fortsatze derselben von vorn her anlagert, nimmt sie zuerst die Gestalt eines Zwerchsackes an, um sich darauf in zwei Hälften zu theilen. Letztere liegen noch immer den vorderen Theilungsästen des Kiemenarterienstammes dicht an.

In der Folge entfernt sich die Schilddrüse etwas von dieser Stelle, indem sie nach vorn rückt. MÜLLER schreibt der Entwicklung des genannten dreieckigen Fortsatzes des Zungenbeins die Schuld der Theilung der Schilddrüse zu, und zugleich soll dies auch bewirken, dass das Organ sich von der Kiemenarterie löst und deren Rückzug in den Thoraxraum nicht mitmacht, sondern eine vordere Lagerung beibehält. Histologisch besteht die Schilddrüse nach MÜLLER bis zu ihrer Theilung in zwei Hälften aus kugeligen pigmentreichen Zellen, die, dicht zusammenlagernd, ein kompaktes Knötchen bilden. Nach der Theilung sind sie pigmentärmer und liegen lockerer an einander. Späterhin bestehen sie aus einem lockeren Netze gewundener solider Schläuche, die von lockeren Bindegewebszügen umspannen sind. Letztere sind von der Umgebung her in die solide Anlage eingedrungen. Bei etwas älteren Larven findet man neben den genannten Schläuchen schon gesonderte Acini, die von einschichtigem Epithel ausgekleidet und mit Flüssigkeit gefüllt sind. Das interstitielle Bindegewebe ist dabei vermehrt und führt weite Blutkapillaren. Weiterhin vergrößern sich die Acini und nehmen runde oder länglich unregelmäßige Gestalt an. Bei jungen Fröschen, nach Verlust des Schwanzes ist der Bau ein rein acinöser: ihre Lage hat die Drüse etwas verändert, indem sie ein wenig nach hinten gerückt ist und nun zu beiden Seiten des Zungenbeinkörpers dicht vor der Ansatzstelle der hinteren kleinen Hörner liegt.

Der Erste, welcher die Schilddrüse des erwachsenen Frosches beschrieb, ist wohl LEYDIG (Anat. histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien).

LEYDIG findet beim Frosch an der Kehle, zunächst den zu der Zunge gehenden Blutgefäßen, einen größeren paarigen Körper und

dabei noch einen oder zwei erheblich kleinere Körper von gleichem Bau.

LEYDIG schildert den Bau derart, dass diese Gebilde Blasen darstellen, welche aber nicht mit Colloid, sondern mit Fett und anderen Körnchen angefüllt seien. LEYDIG spricht bereits sein Befremden darüber aus, dass beim Frosch die Schilddrüse nicht aus einer Gruppe colloidhaltiger Bläschen gebildet werde, nimmt aber an, dass diese drei Blasen jederseits die Schilddrüse darstellen. Bei der Kröte ist der größere der genannten Körper weiter hinten an die Aortenbogen geheftet, jenseits der Abgangsstelle der Carotiden und Lungenarterien. Bei Triton und Salamandra ist die Schilddrüse ein durchscheinendes kleines Knötchen, welches in der Kehlgegend jederseits an den zur Zunge verlaufenden Gefäßen liegt. Sie ist zusammengesetzt aus geschlossenen Blasen, die mit einfachem Epithel ausgekleidet und mit Flüssigkeit gefüllt sind.

Später hat WIEDERSHEIM die Amphibienschilddrüse geschildert. Er trennt Anuren und Urodelen. Bei ersteren liegt sie in dem Winkel zwischen den hinteren großen Zungenbeinhörnern und dem Körper des Zungenbeins, bei Urodelen an der hinteren Cirkumferenz des zweiten Keratobranchiale. Der Bau des Organs war nach MÜLLER bei Fröschen direkt nach der Metamorphose ein acinöser, die Bläschen waren mit Colloid gefüllt. WIEDERSHEIM schildert den Bau der Schilddrüse des erwachsenen Frosches anders (ECKER, Anatomie des Frosches, 3. Abth. pag. 37). Sie ist »wie die Thymus von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, von welcher Züge ins Innere dringen. Diese bilden ein feines Netzwerk, in dessen Maschen lymphoide Zellen eingelagert sind«. Hier hat also die Schilddrüse den Charakter einer acinösen Drüse völlig aufgegeben und ist, wie die Thymus, in die Reihe der lymphatischen Knötchen gekommen. In der gleichen Schrift bildet WIEDERSHEIM auch auf Taf. I Fig. 2 dieses Organ beim Frosch ab, und zwar sind es, gerade wie LEYDIG schon schilderte, ein größeres als Schilddrüse und zwei kleinere als Nebenschilddrüsen bezeichnete Gebilde. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die von LEYDIG beschriebene Schilddrüse mit der letztgenannten von WIEDERSHEIM identisch ist. Die Nebendrüsen sollen durch Zerfall der eigentlichen Schilddrüse entstanden sein.

Ob die lymphoid<sup>1</sup> gebaute Schilddrüse und ihre Nebendrüsen aus

<sup>1</sup> Der Ausdruck »lymphoid gebaut« bedarf einer Erläuterung. Es kommen in vorliegender Arbeit Organe des verschiedensten histologischen Charakters vor. Die eigentliche Schilddrüse zeigt den acinösen Bau, d. h. sie besteht aus



der früheren acinös gebauten hervorgeht, ist unbekannt. In der neuesten Auflage seiner vergleichenden Anatomie spricht WIEDERSHEIM im Anschluss an MEURON'S Arbeit nur von einer acinös gebauten Schilddrüse der Batrachier. Seine früheren Beobachtungen lässt er außer Acht. Bei Angabe der Lagerung der Amphibienschilddrüse bezieht sich MEURON aber wiederum auf WIEDERSHEIM. MEURON hat den histologischen Bau dieser Schilddrüse und der Nebenschilddrüse gar nicht untersucht, sonst müsste ihm der lymphoide Bau derselben aufgefallen sein. MEURON macht folgende Angaben über die Amphibienschilddrüse:

Die Entwicklung betreffend hat MEURON Rana und Bufo untersucht, und weicht von W. MÜLLER nur darin ab, dass er die erste Anlage sofort solide entstehen lässt, was er auf die starke Anfüllung der Zellen mit Dotterblättchen schiebt. Ferner weist MEURON das Bestehen eines Supraperikardialkörpers, den VAN BEMMELEN bei Plagiostomen gefunden hat, auch bei Bufo nach. MEURON bringt dies Gebilde mit den Nebenschilddrüsen der ausgewachsenen Thiere in Zusammenhang, ohne es direkt nachgewiesen zu haben. MEURON schreibt (op. cit. pag. 27 und ff.): »De chaque côté de l'ouverture de la trachée la paroi ventrale du pharynx fournit un diverticule, qui fait saillie vers la paroi du péricarde. A peine formé ce diverticule se sépare par étranglement de l'épithélium pharyngien.« Nach der Abschnürung bleiben diese Körper als einfache Bläschen von Epithel ausgekleidet mit centralem Lumen bestehen. Sie verändern ihre Lage bis zur Metamorphose wenig, und trotzdem bringt sie MEURON später mit den Nebenschilddrüsen in Beziehung, indem er sagt: »Il ne m'a malheureusement pas été possible de poursuivre directement la transformation de ces corpuscules en thyroïdes accessoires de l'adulte, mais je n'en crois pas moins que cette transformation peut et doit être admise.« MEURON nimmt willkürlich an, dass die Supraperikardialkörper ihren Platz ändern und zur Schilddrüse hin-

---

Bläschen, welche von einschichtigem Epithel ausgekleidet sind und in deren weitem Lumen sich Colloid findet. In ihrer Nähe liegen Gebilde von kompaktem Bau. Sie haben ein Gerüst von reticulärem Gewebe, in dessen Maschen Zellen verschiedener Art eingelagert sind, bald lymphoiden, bald epithelialen Charakters. Ein Lumen fehlt stets. Um für diese Gebilde stets einen kurzen Ausdruck betreffs ihres Baues zu haben, bezeichne ich sie im Gegensatz zur acinös gebauten Schilddrüse als lymphoid gebaute Knötchen. Hierdurch soll nichts über die Natur der sie zusammensetzenden Elemente gesagt sein, sondern bloß ihr kompakter Bau bezeichnet werden, welcher durch seinen kleinzelligen Charakter dem Bau von Lymphfollikeln im Gesamteindruck ähnelt.

wandern, wo die oben genannten Nebenschilddrüsen immer liegen. Er sagt, während er betont, dass bei *Selachiern* diese Körper immer am Orte ihrer Entstehung liegen bleiben: »*Chez les bratraciens par contre ils se déplacent et viennent se mettre près de la glande thyroïde dont ils constituent les glandes accessoires.*« MEURON bezieht sich dabei auf die auch von uns oben angeführten Schilderungen von LEYDIG.

Hierzu will ich, den folgenden Schilderungen vorwegnehmend, bemerken, dass die fraglichen Supraperikardialkörper bei *Bufo* sich allerdings finden, aber hier eben so wie bei *Selachiern* am Orte ihrer Entstehung liegen bleiben und dass sie ferner mit den Nebenschilddrüsen der ausgewachsenen *Bufo*, wie sie von den Autoren geschildert wurden, gar nichts zu thun haben. Letztere stehen aber auch mit der wirklichen Schilddrüse in keinem genetischen Zusammenhang. Die Begründung dieser Angaben wird sogleich erfolgen.

In der Litteratur fand ich über die Amphibienschilddrüse keine weiteren bemerkenswerthen Daten. Die vorgebrachten genügen indessen, um eine Reihe von Fragen aufzuwerfen: Die Entwicklung der Schilddrüse bei Urodelen wurde noch nicht untersucht, es ist bloß ihre Lage beim ausgewachsenen Thier bekannt. Ihr Bau ist stets als acinöser beschrieben. Bei Anuren sind die Verhältnisse der Schilddrüse des erwachsenen Frosches in keine Beziehung gebracht mit der acinös gebauten Schilddrüse des jungen Fröschchens direkt nach der Metamorphose. Während die unpaare mediane Anlage des genannten Organs nach MÜLLER sich theilt und die paarige, acinös gebaute Schilddrüse des jungen Frosches hervorgehen lässt, schildert WIEDERSHEIM beim ausgewachsenen Frosch ein lymphoid gebautes Organ an ihrer Stelle. Ob dies letztgenannte Gebilde aus der acinösen Schilddrüse hervorgeht, wie es sich überhaupt entwickelt, ist gänzlich unbekannt. Die Nebenschilddrüsen der Autoren, die durchaus konstanter Natur sind, wurden seither einfach als abgetrennte Theile der Schilddrüse betrachtet, oder, wie von MEURON, aus hinteren paarigen Anlagen, die den Supraperikardialkörpern entsprechen, abgeleitet. Auf den Bau dieser Theile wurde nicht eingegangen. So ist also unbekannt einerseits die Entwicklung und der Bau der sogenannten Nebenschilddrüsen, andererseits das spätere Schicksal der Supraperikardialkörper. Bei Urodelen sind die Nebenschilddrüsen in ihrer Genese ganz unbekannt und eben so liegen keine Angaben über die Existenz von den Supraperikardialkörpern homologen Gebilden vor.

Bei der Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse ergaben

sich Befunde, welche eine genaue Prüfung der Rückbildung des Kiemenapparates in histologischer Beziehung nöthig machten, sowohl bei Anuren wie bei Urodelen. Ferner zeigte die Schilddrüse der Urodelen in Bezug auf ihre Blutversorgung ein unerwartetes Verhalten.

Endlich war die Carotidendrüse nochmals zu berücksichtigen. Durch die Arbeiten von BOAS sind wir zwar über die Entwicklung dieses Gebildes bei Urodelen unterrichtet, indessen zeigte sich bei Anuren ein anderes Verhalten. Während nach BOAS bei Salamandra die Entwicklung dieses Organs erst nach der Metamorphose eintritt, finde ich dasselbe bei Anuren schon in sehr früher Larvenperiode angelegt.

Die Thymus: Form und Lagerung der Thymus bei den verschiedenen Gruppen der Amphibien finden sich für ausgebildete Thiere genau angegeben von LEYDIG. Bei Anuren liegt sie hinter dem Kieferwinkel, zwischen dem Os quadratum, dem Musc. mylohyoideus und dem Muskel, welcher vom Os quadratum zur Scapula zieht. Bei Urodelen trifft man sie in mehr oberflächlicher Lagerung, direkt unter der Haut hinter dem Unterkieferwinkel. Beim Axolotl liegt sie zwischen dem oberen Theil der Kiemenbogen und den Muskeln der Wirbelsäule. Bei Proteus besteht das Organ aus mehreren hinter einander liegenden Knötchen, eben so bei Coccilia: bei letzterer sind es vier.

Der Bau wird als ein zusammengesetzt blasiger beschrieben. Die Blasen zeigen in ihrem Inneren zweierlei Zellen. Sie münden in einen gemeinsamen centralen Hohlraum. Bei Anuren ist die Angabe LEYDIG's beachtenswerth, dass in den Thymusblasen kleine und große Zellen sich finden. Die großen zeigen häufig concentrische Ringe um den Kern.

Nach WIEDERSHEIM ist die Thymus bei Gymnophionen in so fern verschieden, als bei Coccilien und Siphonops eine verschiedene Anzahl hinter einander liegender Bläschen besteht, während bei Epiurium sich eine einheitliche gelappte Masse findet. Die Lagerung stimmt mit der schon von LEYDIG angegebenen überein.

Über den Bau und die Veränderungen, welche die Thymus bei ihrer Involution erleidet, giebt uns AFFANASSIEW genauere Details.

Bei Amphibien wird das Organ zusammengesetzt aus einer Anzahl von Follikeln. Von der bindegewebigen Hülle gehen Faserzüge ins Innere. Diese bilden ein reticuläres Gewebe mit sehr regelmäßigen Maschen und in jeder Masche liegt eine lymphoide Zelle.



Die späteren Veränderungen gehen hauptsächlich von den Blutgefäßen aus. Die Endothelzellen derselben beginnen lokal zu wuchern und bilden dadurch konzentrische Körper. Zugleich damit treten viele rothe Blutkörperchen ins umgebende Thymusgewebe und gehen hier Veränderungen ein. Entweder zerfallen sie sehr rasch unter Pigmentbildung, oder sie quellen. Häufig verschmelzen zwei Zellen und bilden dann mächtig große Gebilde, welche oft lange Zeit, wie beim Frosch, unverändert zwischen den Thymuszellen liegen bleiben.

AFFANASSIEW rechnete noch nicht mit der Thatsache, dass die Thymus epithelialen Ursprungs ist: nach ihm entstand sie noch aus dem mittleren Keimblatt.

Bei WATNEY finde ich ferner angegeben, dass bei der Froschthymus die großen granulirten Zellen nicht aus Blutkörperchen hervorgehen, sondern epithelioide Zellen darstellen. In der Axolotlthymus beschreibt er Cysten, die mit flimmernden Zellen ausgekleidet sind.

WATNEY bestreitet die epitheliale Natur der Thymusanlage, lässt sie vielmehr aus dem mittleren Keimblatt hervorgehen und bezeichnet die Zellen mit epithelialem Charakter als epithelioide Zellen. Er lässt sogar flimmernde Epithelzellen, welche, wie erwähnt, die Cysten der Thymus häufig auskleiden, aus Bindegewebszellen hervorgehen.

Die Entwicklung der Amphibienthymus ist nur sehr fragmentarisch bekannt. GÖRTE schildert bei der Unke ihre Entstehung aus der zweiten Schlundfalte; zuweilen soll auch die erste daran betheiligt sein. Es sind die abgeschnürten Reste dieser Schlundfalten, welche zur Bildung des von GÖRTE als Halsdrüse bezeichneten Organs führen. GÖRTE leugnet, dass dies Organ die Thymus darstelle. MEUX hat die Entstehung der Thymus von Bufo als Epithelknospe der dorsalen Pharynxwand in der Gegend der zweiten Kiemenspalte geschildert. Diese Knospe schnürt sich nach wenigen Tagen ab und soll dann aus Zellen bestehen, welche den Elementen des benachbarten Bindegewebes gleichen. Dies Organ soll nach seiner Abschnürung sehr rasch wachsen und zwischen den rundlichen Zellen treten einige längliche Bindegewebszellen auf.

Während die erste Anlage dem Facialisganglion dicht angeschlossen war, verändert das Organ seinen Platz, indem es unter das Gehörorgan und dicht vor das Ganglion des Glossopharyngeus rückt. Bei jungen Fröschen in der Metamorphose ist die Thymus vom Musc. depressor mandibulae bedeckt und liegt über den inneren

Kiemenbüscheln. MEURON homologisirt die Anurenthymus mit der ersten Knospe der Selachierthymus. Das Homologen der Teleostierthymus sieht er in dem stark verdickten Epithel des dorsalen Theiles der hinteren Kiemenspalten.

Die Entwicklung der Thymus bei Urodelen ist unbekannt. Da nun dieses Organ in den verschiedenen Gruppen der Amphibien bei erwachsenen Thieren ein ganz ungleiches Verhalten zeigt, so fragt es sich sehr, ob seine Entwicklung eine gleiche ist.

Ferner ist die Beziehung seiner epithelialen Anlage zu dem späteren histologischen Verhalten nirgends genauer beschrieben und doch ist erst aus der Kenntnis dieser Vorgänge ein Verständnis für die späteren Befunde zu erwarten. Es sind besonders die großen von WATNEY als granulirte Zellen bezeichneten Elemente, die von AFFANASSIEW als veränderte rothe Blutkörperchen beschrieben wurden, auf ihre Genese zu untersuchen. Eben so wird die Entstehung der Cysten erst durch die Kenntnis der Beziehung zwischen den Epithelzellen der Anlage und den später einwachsenden mesodermalen Elementen verständlich werden.

### Objekte und Methode der Untersuchung.

Als Untersuchungsobjekte benutzte ich von Anuren: *Rana esculenta* und *temporaria* in vollständigen Entwicklungsserien vom Ei bis zum ganz erwachsenen Thiere, von *Bufo vulgaris* neben ausgewachsenen Thieren mehrere junge Larvenstadien; ferner *Bufo variabilis* ausgewachsen und *Hyla viridis* als junge Fröschechen kurz nach der Metamorphose und alte Exemplare. Eben solche hatte ich von *Bombinator igneus*. Von Urodelen hatte ich eine Entwicklungsserie von *Triton taeniatus*, von der mir leider einige Stadien der Metamorphose fehlten: ferner die ersten Entwicklungsstadien vom Axolotl, Larven und ausgewachsene Exemplare von *Triton taeniatus*, *alpestris* und *cristatus*, *Salamandra maculata*, so wie endlich alte Axolotls. Die Art der Untersuchung bestand erstens in Präparation unter der BRÜCKE'schen Lupe, ferner wurden Gefäßinjektionen verschiedener Art gemacht, worüber später. Das Hauptmaterial bestand in Schnittserien, und zwar wurden von *Rana esculenta* und *Triton taeniatus*, sowie *Salamandra maculata* außer den ersten Entwicklungsstadien auch der Kopf, beziehungsweise der Unterkiefer mit der Halsgegend in Querschnittserien zerlegt, nachdem dieselben in salzsaurem Alkohol entkalkt, mit Boraxkarmin gefärbt und in Paraffin

eingebettet waren. Auch wurden sehr viele Schilddrüsen verschiedener Amphibien herausgenommen und zum Zwecke genauer histologischer Untersuchung verschieden konservirt.

Wesentlich neue Methoden waren dabei nicht nöthig. Die ganzen Thiere wurden theils in Chromessigsäure, theils in Alkohol konservirt, die Embryonen in ersterer; isolirte Schilddrüsen auch in Pikrinschwefelsäure und Pikrin-Osmiumsäure. Zur Tinktion benutzte ich durchgehends Boraxkarmin, bei isolirten Schilddrüsen auch Hämatoxylin.

Bei den folgenden Schilderungen der Befunde sollen Anuren und Urodelen getrennt behandelt werden und beginne ich mit ersteren.

### Befunde.

#### Die Schilddrüse und die Nebenschilddrüsen der Anuren.

Indem ich *Rana esculenta* zunächst zu Grunde lege, beginne ich mit dem Befund bei einem Fröschen, das seit etwa sechs Wochen die Metamorphose überstanden hat (Fig. 2). Es ist der Schwanzstummel längst geschwunden, sowie der Kiemenapparat rückgebildet. Hat man bei einem solchen, etwa 2.1 cm langen Fröschen, das in Rückenlage fixirt ist, die Haut von Hals und Brust entfernt und den *Musc. mylohyoideus* abgetragen, so wird das Sternum in der ventralen Mittellinie getrennt und aus einander geschlagen. Man kann nun leicht den Theil des *Musc. rectus abdominis*, der sich als *Sternohyoideus* bis zum Zungenbein fortsetzt, von der inneren Sternalfäche lostrennen. Er läuft als platter Muskel über die ventrale Fläche des Perikards nach vorn zum Zungenbein. Dabei verschmälert er sich unter Dickenzunahme und inserirt derart, dass seine tiefsten Fasern sich an der ventralen Fläche der hinteren Zungenbeinhörner befestigen, während die oberflächlichen weiter vorn am Zungenbeinkörper ihre Insertion nehmen. Dabei senkt sich der Muskel in die Tiefe zwischen die laterale und mediale Portion des *Genioglossus*, welcher lateral vom hinteren Körperfortsatz, medial vom hinteren Zungenbeinhorn jederseits entspringt. Lateral von der vordersten Insertionsstelle des *Rectus* an der ventralen Fläche des Zungenbeinkörpers inserirt der *Omochoideus* und medial von der hinteren Insertion des *Rectus* am hinteren Zungenbeinhorn entspringt der *Hyoglossus*. Hebt man nun den lateralen Rand des *Rectus* nahe bei seiner Insertion auf, so dass man in die Tiefe des Winkels, den



er mit dem Omohyoideus bildet, sehen kann, so zeigt sich der Nervus hypoglossus bogenförmig von hinten kommend, und verschwindet dann unter dem Omohyoideus. Medial von genanntem Nerven kommt vom Kinn her die Vena jugularis externa. Nun liegt gerade dieser Vene an, medial vom Hypoglossus, unter dem lateralen Rande des Rectus genau in dem Winkel, den derselbe mit dem M. omohyoideus bildet, ein rötliches, unregelmäßig gestaltetes Knötchen (Taf. XI Fig. 2 *K*) von 0,5 mm Durchmesser, das in seiner Lage genau dem seither als Glandula thyreoidea geschilderten Gebilde entspricht. Es zeigt in der Regel einen gelappten Bau, besitzt im vorliegenden Fall drei hinter einander liegende Lappen, die aber nur durch Einschnitte von einander getrennt sind. Seine Lagebeziehung zu den Gefäßen ist derart, dass es der ventralen Fläche der drei Arterienbogen gerade an der Stelle anlagert, wo dieselben zu divergiren beginnen. Inniger ist seine Beziehung zur Vena jugularis ext. mit deren ventraler Cirkumferenz es fest verwachsen ist. Lateral von diesem Körperchen liegen dicht an dem Nerv. hypoglossus zwei weitere kleine eiförmige oder kugelige Knötchen (Fig. 2 *e*) von 0,1—0,16 mm Durchmesser, welche den Nebenschilddrüsen der Autoren entsprechen. Ich nenne sie Epithelkörperchen. In der Tiefe unter diesen Gebilden sieht man die großen Arterien und zwar liegen die beiden letztgenannten Körperchen gerade dem Anfangsstück der früheren ersten Kiemenarterie, der jetzigen Carotis communis ventral an. Etwas lateral und dorsalwärts davon theilt sich letztere unter Bildung der Carotidendrüse in die Carotis externa und interna.

Die drei beschriebenen Drüsen liegen, abgesehen von den umgebenden Weichtheilen, gerade in dem Winkel, den der hintere Körperfortsatz des Zungenbeins mit dessen hinterem Horne bildet. Sie stellen die drei Körper dar, welche bereits LEYDIG als Schilddrüse beschrieben hat. WIEDERSHEIM bildet sie auf Fig. 2 der Taf. I in ECKER'S Anatomie des Frosches ab: dort sind sie als Schilddrüse und Nebenschilddrüsen bezeichnet. MEURON nimmt an, dass die kleinen Körperchen aus den Supraperikardialkörpern hervorgehen. Mit der BRÜCKE'schen Lupe betrachtet sehen diese Gebilde ganz undurchsichtig, kompakt aus und lassen keinen traubigen Bau erkennen.

Zieht man nun den Sternohyoideus weiter nach der Medianlinie herüber, so erkennt man seine ganze Insertionslinie und bemerkt dabei, dass am hinteren Zungenbeinhorn starke Faserbündel inseriren. Da wo die Insertionslinie auf den Zungenbeinkörper übergeht, nehmen nur spärliche Fasern ihren Ansatz, während weiter vorn

und medial davon die oberflächlichen Fasern an der ventralen Fläche des Zungenbeinkörpers dicht inseriren. An der schwächsten Insertionsstelle, also auf dem Ursprung des Hyoglossus am hinteren Zungenbeinhorn, medial von der hinteren und lateral von der vorderen Insertion des Rectus, noch etwas vom medialen Ursprung des Geniohyoideus bedeckt, findet sich tief versteckt ein unregelmäßig gestaltetes 0,55 mm langes Drüschchen (Fig. 2t), das, mit der Lupe betrachtet, aus vielen glashellen Bläschen zusammengesetzt erscheint und einen deutlich traubigen Bau erkennen lässt. Man sieht dieses Gebilde schon, wenn man, wie gesagt, den Rectus nach der Medianlinie zieht, weil die spärlichen Rectusfasern, die lateral von dem Drüschchen inseriren, leicht aus einander weichen. In Folge dieser Einlagerung zwischen die genannten Muskeln ist die Form der Drüse eine unregelmäßige. Im Querdurchmesser misst sie 0,36—0,425 an verschiedenen Stellen. Ihr Querschnitt ist ein stumpfwinkliges sphärisches Dreieck. Dieses Gebilde wurde sowohl von LEYDIG als auch von WIEDERSHEIM und MEURON außer Acht gelassen bei der Beschreibung der Schilddrüse des Frosches. Unter der an den betr. Stellen geschilderten Schilddrüse kann nur das zuerst genannte kompakte Körperchen (K) von  $\frac{1}{2}$  mm Durchmesser gemeint sein. Zu diesen vier jederseits vorhandenen Bildungen kommt nun noch ein paariges Drüschchen, welches ebenfalls ganz konstant ist, das man sich aber leichter von oben her zugänglich macht. Schneidet man den Kopf des Frosches in der gewöhnlichen Weise ab, wobei der Unterkiefer mit dem Körper in Zusammenhang bleibt, so liegt der Eingang in den Larynx frei zu Tage. Trennt man nun den Ösophagus hinter dem Aditus laryngis durch und schlägt ihn nach vorn um, so findet man der medialen Fläche der Aortenwurzeln, welche jederseits vom Ösophagus aufsteigen, anliegend, ein plattovales undurchsichtiges Knötchen. von 0,1—0,3 mm Durchmesser. Dieses Gebilde lagert lateral vom Kehlkopfingang den Kehlkopfmuskeln auf, während es über sich die ventrale Wand des Ösophagus hat. Ich finde es in diesem Stadium nirgends angeführt. Ich bezeichne es in Zukunft als den postbranchialen Körper. Alle diese mit der Schilddrüse in Beziehung gebrachten Gebilde schilderte ich genauer, weil sie durchaus konstanter Natur sind. Sie beziehen sich zunächst auf *Rana esculenta*, bei welcher nur Abweichungen derart vorkommen, dass sich zuweilen, aber selten, statt zwei der oben genannten kleinen Epithelkörperchen (e) drei solcher finden. Bei anderen Anuren kommen nur Abweichungen

in der Lagerung des von den Autoren als Schilddrüse bezeichneten Gebildes (*K*) vor, welche durch dessen Bildung bedingt sind.

Diese makroskopischen, durch Präparation klar gelegten Verhältnisse erfahren eine Bestätigung und Vervollständigung durch Vergleich mit den Bildern, die man auf Querschnitten durch die hintere Hälfte des Kopfes eines solchen 2.1 cm langen Fröschechens erhält: eine Vervollständigung, in so fern man dabei außer der Topographie bereits den histologischen Bau der fraglichen Gebilde erkennt.

Fig. 17 (Taf. XII) stellt ein kombiniertes Bild aus einer Serie von 25 Querschnitten dar, die durch den hinteren Kopftteil eines jungen Fröschechens gelegt sind (Schnittdicke  $\frac{1}{50}$  mm). Dasselbe hatte seit vier Wochen die Metamorphose überstanden. Ventral vom Darmlumen, in dessen unterer Mittellinie der Aditus laryngis (*a.l*) getroffen ist, lagern die hinteren Zungenbeinhörner (*c.h.p*) und seitlich von diesen die hinteren Körperfortsätze (*p.p*). Noch weiter seitlich erkennt man die hinteren Enden der großen vorderen Zungenbeinhörner (*c.a.h*), daneben den Unterkiefer. Ganz unten liegt in der ventralen Mittellinie das Episternum (*ep*). Den hinteren Zungenbeinhörnern lagert ventral der Muscul. hyoglossus (*h.g*) an. Lateral davon inseriert der M. sternohyoideus (*st.h*): auf der linken Seite der Figur an den hinteren Körperfortsätzen des Zungenbeins, rechts an den fibrösen Bindegewebszügen zwischen den Körperfortsätzen und den hinteren Hörnern des Zungenbeins. Zwischen diesen beiden Muskeln lagert der ventralen Fläche der hinteren Hyoidhörner die acinös gebaute Schilddrüse *t* an. Dieselbe entspricht in ihrem Bau vollkommen der Schilddrüse der höheren Wirbelthiere. Sie besteht aus geschlossenen Acinis, die mit einschichtig kubischem Epithel ausgekleidet und mit Colloid gefüllt sind. Lateral von der Insertion des Rectus liegt derart, dass es bei der Betrachtung von der ventralen Körperfläche aus vom lateralen Rand dieses Muskels bedeckt wird, das größte kompakt gebaute Körperchen (*Kv*), welches von LEYDIG und WIEDERSHEIM als die Schilddrüse des ausgewachsenen Frosches beschrieben wurde. Es erscheint in der Schnittserie erst mit der hinteren Hälfte der acinösen Schilddrüse und erstreckt sich auch weiter nach hinten. Dieses Gebilde liegt in einem Lymphraum (*l*), in welchen es von außen und oben her einhängt. Es besitzt einen breiten Stiel von lockerem faserigen Bindegewebe. In diesem Stiel treten Blutgefäße zu dem Gebilde und hier stößt die fibröse Kapsel desselben direkt an das umgebende Bindegewebe. Sonst



zeigt sich sein fibröser Überzug allenthalben von einschichtigem platten Endothel überkleidet, wodurch es nach dem Lymphraum abgeschlossen ist. In dem Stiele liegen außer den Querschnitten der Arteria carotis externa, der Vena jugularis externa und des Nervus hypoglossus (auf der linken Seite zu erkennen) noch oberhalb des großen Gebildes jederseits zwei kleine kompakte Knötchen (*e*) Epithelkörperchen), die Nebenschilddrüsen der Autoren. Auf der linken Seite ist oberhalb derselben die Carotidendrüse (*c.d*) abgebildet. Dorsal von den hinteren Körperfortsätzen des Zungenbeins befindet sich das oben zuletzt geschilderte, als postbranchialer Körper bezeichnete Drüschchen (*p*). Es liegt etwa sechs Schnitte hinter dem Aufhören der Schilddrüse. Der Vollständigkeit halber ist schließlich die Thymus (*th*) noch angegeben, welche der ventralen Fläche der Gehörkapsel anlagert, lateral von den hinteren Enden der großen vorderen Zungenbeinhörner.

Der histologische Bau des Körperchens *Ac*, das von WIEDERSHEIM als Schilddrüse bezeichnet wurde, ist ein durchaus kompakter, sieht in keiner Weise dem einer Schilddrüse gleich. (WIEDERSHEIM selbst schildert das Gebilde als ähnlich wie die Thymus gebaut.) Es finden sich nirgends Acini, nirgends ein Lumen. Umgeben ist das Körperchen von einem fibrösen Überzug. Sein Inneres wird im vorliegenden Stadium von einem außerordentlich weiten Blutkapillarnetz durchzogen; auch sind viele Arterien mit muskulösen Wandungen darin zu erkennen. Das Parenchym des Organs wird gebildet von sehr dicht zusammengepackten runden Kernen, die durchaus den Eindruck von Lymphzellen machen. Die Kerne liegen so dicht, dass man auf Schnitten kein reticuläres Gewebe erkennen kann, wohl aber ist solches an Zupfpräparaten leicht nachzuweisen. In Folge des weiten Blutgefäßnetzes sind die lymphoiden Zellen in Form eines mit jenem alternirenden Netzes, dessen Balken an Dicke die Blutkapillaren ums Dreifache übertreffen, angeordnet. Gegen die Oberfläche des Organs hört das Blutkapillarnetz auf und wir finden hier die im Inneren in Form von dicken soliden Strängen angeordneten lymphoiden Zellen sehr dichte Längsreihen bildend, bis an das einschichtige platte Endothel hin. Unter diesen der Oberfläche nahe liegenden Zellen finden sich viele, welche Veränderungen am Kern erkennen lassen, so dass derselbe unregelmäßige Gestalt hat, oder in zwei oder mehr Theile zerfallen ist. Solche veränderte Zellen finden sich nicht bei allen Fröschen, sondern erst einige Zeit nach der Metamorphose und dann, wenn die Thiere in gutem Ernährungszu-

stand sind. Die zerfallenden Kerne zeichnen sich auch durch ihre intensive Färbung von den umgebenden lymphoiden Zellen aus. Bei einem ca. 3.6 cm langen Frosch zeigte sich das ganze Organ von solchen Zellen mit zerfallenem Kerne durchsetzt und zwar lagen dieselben nicht nur zwischen den blassgefärbten lymphoiden Zellen des Parenchyms, sondern auch in den Blutkapillaren. Ferner zeigten sich solche Zellen, wenn sie nahe der Oberfläche des Organs lagen, immer auch in dem das Organ umspülenden Lymphraum, so dass der Gedanke nahe liegt, dass hier Formelemente, die wohl in Zerfall begriffen sind, in die in den Lymphsäcken befindliche Flüssigkeit übergehen.

Nicht immer zeigt das geschilderte Gebilde diesen Bau, obgleich er in allen Altersperioden vorkommt und bei alten Fröschen meist im Sommer sich findet. Am regelmässigsten findet er sich kurz nach der Metamorphose. Bei Herbst- und Winterfröschen ist in der Regel das Blutkapillarnetz nicht so mächtig entwickelt, das Organ gleicht dann mehr einem lymphatischen Knötchen. Dann ist man aber oft in der Lage, zweierlei Formelemente darin zu unterscheiden, von welchen die einen ganz wie Lymphzellen sich verhalten, die anderen dagegen, isolirt betrachtet, ganz den Eindruck von Epithelzellen machen. Der Kern der letzteren ist größer, rund oder oval, blasser gefärbt und der Zellkörper ist groß und deutlich auch in situ zu erkennen. Wenn diese zweierlei Zellformen vorkommen, liegen sie regellos neben einander in den Maschen des reticulären Bindegewebsnetzes. Bei einer *Bufo vulgaris* bestand das ganze Organ aus dicht zusammengepackten Zellen, welche auf Schnitten in langen Reihen angeordnet waren, und durchaus wie Epithelzellen aussahen: die Zellreihen waren durch Bindegewebszüge von einander getrennt. Man erkennt aus dem Allem, dass dies Organ sehr verschieden und atypisch gebaut ist. Als Schilddrüse ist es zunächst wohl nicht zu betrachten, da es in seinem Bau durchaus nicht mit einer solchen übereinstimmt. Es müsste erst nachgewiesen werden, dass es aus der acinös gebauten Schilddrüse hervorgeht, d. h. aus einem Theil derselben, da eine solche neben dem geschilderten Organ stets vorhanden ist. Was die Zeit seiner Entwicklung betrifft, so will ich gleich bemerken, dass dieses Gebilde (*Ar*) nur bei ausgebildeten Fröschen sich findet, niemals bei Kaulquappen. Seine Bildung fällt zeitlich mit der Metamorphose, d. h. mit der Rückbildung der Kiemen zusammen.

Die kleinen lateral und über dem letztgenannten Gebilde in

dessen breitem bindegewebigen Stiel eingelagerten Epithelkörperchen Fig. 17e, von welchen beiderseits zwei vorhanden sind, haben eine kugelige oder eiförmige Gestalt, sind von derber fibröser Kapsel umgeben und durchaus kompakt. Sie zeigen in ihrem Inneren sehr dicht gelagerte elliptische bis spindelförmige Kerne, die sich sehr intensiv färben. Von Lymphfollikeln unterscheiden sich diese Gebilde durch die Form der Kerne ihrer Elemente und ferner durch ihre Anordnung. Es sind keine Rundzellen, sondern längliche Zellen, welche sich im Inneren finden und dieselben liegen so dicht zusammen, dass sie spiralförmige Touren auf dem Schnitt durch das Gebilde beschreiben (Taf. XI Fig. 9). Die Natur der Elemente wird sich aus ihrer Entwicklung ergeben. Daraus wird auch hervorgehen, dass die Bezeichnung Nebenschilddrüsen völlig unberechtigt ist. In ihrer Genese blieben diese Körper seither gänzlich unbeachtet, trotz ihres ganz konstanten Vorhandenseins. Sie bilden sich schon in früher Larvenperiode zur Zeit der Entwicklung der inneren Kiemen.

Außer diesen Gebilden findet sich noch, und zwar gerade ventral vom Schlundrohr lagernd, jederseits ein Drüschchen, der postbranchiale Körper (*p*). Er stellt rechts ein geschlossenes platt ovales Bläschen dar, das von Cylinderepithel ausgekleidet ist. Das Gebilde zeigt höckerige Oberfläche, da es mit Knospen besetzt ist, in welche sich das Lumen des Mutterbläschens hinein erstreckt. Das Ganze ist also ein mehrfach ausgebuchtetes Bläschen, in dessen Innerem sich kein Colloid findet, sondern ganz spärliches Gerinnsel, welches auf einen flüssigen Inhalt schließen lässt. Auf der linken Seite haben sich zwei Tochterbläschen abgeschnürt, sonst ist der Bau wie rechts. Der acinösen Schilddrüse sieht dies Gebilde nicht ähnlich. Sein Epithel ist viel höher cylindrisch und sein Inhalt ist kein Colloid. Seine Lage ist eine von der Schilddrüse entfernte, indem es weiter hinten und vor Allem dorsal vom Zungenbein resp. dessen hinteren Körperfortsätzen liegt.

Wenn ich die bisher vom 2,1 cm langen, also jungen Fröschen geschilderten Verhältnisse auf ältere Frösche übertragen will, so kann ich kurz sagen, dass sie bei solchen sich im Wesentlichen genau eben so finden (Taf. XI Fig. 3). Was mir speciell wichtig erschien, ist die Thatsache, dass auch der älteste Frosch seine acinös gebaute Schilddrüse besitzt, dass diese aber nicht in dem großen Gebilde *Ac*, das seither als Schilddrüse des Frosches beschrieben wurde, zu erblicken ist. Bei den alten Fröschen (Fig. 3) ist die hintere Insertion des Sternohyoideus noch stärker geworden, so dass hier die Schild-



drüse ( $\ell'$ ) ganz versteckt zwischen den Rectusfasern liegt, aber genau an der oben geschilderten Stelle. Es schiebt sich in Folge seiner eingeeengten Lage weiter medialwärts zwischen den Zungenbeinkörper und die mediale vordere Rectusinsertion hinein. Von dem größeren lymphoiden Gebilde ( $K\ell$ ) ist es völlig getrennt durch die hintere laterale Rectusinsertion. Das unter dem lateralen Rectusrand liegende lymphoid gebaute Knötchen ( $K\ell$ ) ist etwas nach vorn gerückt: die anliegenden Epithelkörperchen ( $e$ ) (Nebenschilddrüsen) sind ihm gefolgt, so dass sie vor dem Carotisstamme lagern. Sie sind größer geworden, zeigen aber den gleichen Bau wie früher. Eben so findet sich auch der postbranchiale Körper an der gleichen Stelle bei den größten Fröschen. Er stellt ein von hohem Cylinderepithel ausgekleidetes Bläschen dar, dessen Inhalt mit seröser Flüssigkeit gefüllt ist. Zuweilen ist das Gebilde in drei bis fünf Acini zerfallen. Bei einer *Rana esculenta* von 2 cm Länge, also kurz nach der Metamorphose, bestand der postbranchiale Körper links aus fünf Acinis, rechts stellte er nur ein größeres Bläschen dar, dessen auskleidende hohe Epithelzellen zum Theil kräftige Flimmern trugen. Er liegt niemals nahe bei der Schilddrüse, geschweige, dass er jemals mit ihr verschmelzen sollte. Unter keinen Umständen stellt er die Nebenschilddrüsen der Autoren dar, die vielmehr in den Epithelkörperchen ( $e$ ) zu erblicken sind.

Diese Befunde wurden an vielen großen Exemplaren von *Rana esculenta* nachgewiesen und zur Kontrolle wurde von einem 8 cm langen Individuum der Unterkiefer mit Hals entkalkt und in Querschnitte zerlegt. Dabei zeigte sich auch, dass das große lymphoide Gebilde, die seitherige Schilddrüse, eben so in einem Lymphraum aufgehängt war, wie bei den jungen Thieren. Die Maße von diesem 8 cm langen Frosche waren folgende: Die acinös gebaute Schilddrüse maß in der Länge fast 2 mm, in der Quere 1,4 mm. Der dorsoventrale Durchmesser betrug medial nur 0,1 mm, lateral 0,5 mm. Das große lymphoide Gebilde ( $K\ell$ ) ist fast kugelig und hat einen Durchmesser von 0,6 mm. Die kleinen Epithelkörperchen ( $e$ ) sind größer geworden. Es finden sich jederseits zwei von ovaler Gestalt: die Durchmesser schwanken zwischen 0,25 und 0,4 mm. Ihre Lage haben die Drüsen nicht verändert.

Der postbranchiale Körper ist platt oval. misst in der Längsachse 0,33 mm. in der Querachse 0,16 mm, zeigt also im Gegensatz zur wahren Schilddrüse wenig Wachsthumenergie.

Von allen diesen Gebilden zeigt bloß das sub  $K\ell$  beschriebene,

also das seither als die Schilddrüse des erwachsenen Frosches aufgefasste Knötchen bei anderen Anuren in seiner Lage ein abweichendes Verhalten. *Rana temporaria* weicht nicht von *Rana esculenta* ab. Dagegen lagert bei *Bufo* das genannte Organ weiter lateral und hinten, der ventralen Fläche der Arterienbogen an. In Folge dessen liegen die Epithelkörperchen medial und etwas vor jenem, zuweilen sind sie in dessen Masse aufgenommen, ohne aber darin aufzugehen. Von der wahren acinösen Schilddrüse liegt das große lymphoide Gebilde viel weiter entfernt, als bei *Rana*. In seinem Bau stimmt es mit dem lymphoiden Knötchen (*K<sub>r</sub>* von *Rana* überein. Die acinöse Schilddrüse wird auch hier durch den Rectus an dessen Insertion sehr erheblich eingeengt und weicht zwischen die hinteren Zungenbeinhörner und die hinteren Körperfortsätze aus. Letzteren liegt die ventrale Schlundwand dicht auf. Die postbranchialen Körper finden sich an derselben Stelle und von dem gleichen Bau wie bei *Rana*. Mit *Bufo cinereus* und *variabilis* stimmen *Hyla viridis* und *Bombinator igneus* überein.

Fasse ich noch einmal kurz die Gebilde, welche sich beim Frosch nach der Metamorphose und im späteren Alter in der Gegend des rückgebildeten Kiemenapparates finden, zusammen, so besteht erstens eine acinös gebaute, Colloid enthaltende Schilddrüse. Sie lagert der ventralen Fläche des Zungenbeinkörpers gerade vor der Ansatzstelle der hinteren Hörner an und ist zwischen die Insertion der Rectusfasern eingeschoben, liegt aber größtentheils medial davon. Ferner findet sich eine Thymus, welche seitlich vom Schlundrohr, hinter dem Gehörorgan liegt. Auf dieselbe bleibt später einzugehen. Außer diesen beiden Organen finden wir noch viererlei verschiedene Gebilde, über deren Entstehung und Bedeutung noch völlige Unklarheit herrscht. Es ist erstens die Carotidendrüse; zweitens ein lymphoides Knötchen, unter dem lateralen Rectusrande an dessen vorderem Ende lagert, im Winkel, welchen derselbe mit dem *Mus. omohyoideus* bildet. Dieses Gebilde wurde seither als die Schilddrüse des erwachsenen Frosches geschildert; ich bezeichne es als vordere oder ventrale Kiemenreste. Drittens finden sich lateral von letzterem Gebilde zwei kleinere ovale Körperchen von kompaktem Bau, die ich als Epithelkörperchen bezeichnete (die Nebenschilddrüsen der Autoren). Viertens kommen noch die postbranchialen Körper hinzu. Diese lagern dorsal vom Zungenbein, zu beiden Seiten des *Aditus laryngis* und bestehen aus einem größeren oder mehreren kleinen Bläschen, welche von Epithel ausgekleidet sind und Flüssigkeit, aber niemals Colloid

enthalten. Diese Gebilde werden bei Batrachiern alle von der Arteria carotis externa mit Blut versorgt. Bei Urodelen werde ich auf diese Verhältnisse zurückkommen.

Die sämtlichen vorgenannten Organe sind paarig angeordnet und durchaus konstanter Natur.

### Entwicklung.

Wenn ich nun zur Entwicklung der vorher geschilderten Theile übergehe, so möchte ich zuvor kurz angeben, wie diese Gebilde sich bis jetzt zu einander stellen. W. MÜLLER hat bei *Rana temporaria* die Entwicklung der acinös gebauten Schilddrüse aus unpaarer Anlage beschrieben und schildert ein solches Organ auch beim Fröschen kurz nach der Metamorphose. Er erwähnt weder die in letztgenannter Periode bereits vorhandenen und nahe bei der Schilddrüse gelagerten, lymphoid gebauten Gebilde (*Kr*), noch die kleinen Epithelkörperchen (*e*). LEYDIG und WIEDERSHEIM haben beim erwachsenen Frosch letztere allein gesehen, beiden entging die stets vorhandene acinös gebaute Schilddrüse. WIEDERSHEIM nennt das größte dieser Knötchen (*Kr*) Schilddrüse, die kleineren (*e*) Nebenschilddrüsen. Die Entwicklung dieser Gebilde ist ganz unbekannt.

Die Entwicklung der postbranchialen Körper ist bei *Bufo* von P. DE MEURON geschildert. Die Gebilde wurden aber nicht weiter verfolgt, sondern irrtümlicherweise als spätere Nebenschilddrüsen (*e*) gedeutet.

Es soll wieder, wie oben, *Rana esculenta* zu Grunde gelegt werden. Bei deren Entwicklung kommen, wie bei allen caducibranchiaten Amphibien, zwei Etappen in Betracht. Zunächst ist die embryonale Entwicklung zu behandeln, zweitens ist die Entwicklung der bleibenden Verhältnisse zu besprechen, die an die Metamorphose d. h. an die Rückbildung des Kiemenapparates geknüpft ist. Diese zweite Periode ist gerade für die oben geschilderten Gebilde wichtig, weil, wie sich ergeben wird, das größere lymphoid gebaute Körperchen (*Kr*) während des ganzen Larvenlebens des Frosches gar nicht besteht, sondern erst bei der Rückbildung der Kiemen sich entwickelt.

Bei der embryonalen Entwicklung ist erstens die unpaare Anlage der Schilddrüse (*K*), zweitens die erste Bildung der postbranchialen Körper, drittens die Anlage der Carotidendrüse und viertens die Entwicklung der von mir als Epithelkörperchen (*e*) bezeichneten Gebilde zu besprechen. Die großen kompakt gebauten Körperchen



(Kv), die seither als Schilddrüse des erwachsenen Frosches geschildert wurden, kommen erst bei der Besprechung der Metamorphose in Frage.

In Bezug auf die unpaare Anlage der Schilddrüse kann ich mich kurz fassen, da diese Bildung schon hinlänglich bekannt ist (vgl. pag. 301). Sie findet sich bei *Rana esculenta* eben so wie bei *Rana temporaria* (MÜLLER), *Bombinator igneus* (GÖTTE) und bei *Bufo cinereus* (MEURON).

Nur zwei Momente sind es, die ich hier hervorheben möchte. Das eine betrifft die erste Anlage selbst. MÜLLER gab an, dass dieselbe eine Ausbuchtung vorstellt, in welche sich das Lumen der Schlundhöhle fortsetzt. Diese Ausbuchtung wird aber rasch solid. durch starke Wucherung der Epithelzellen ihrer Wandung. Im Gegensatz dazu giebt MEURON an, dass bereits die erste Anlage ein solider Zapfen sei. Ich muss mich in dieser Frage auf die Seite MÜLLER's stellen. Bei *Rana esculenta* wie *temporaria* und *Bufo cinereus* fand ich, dass bei Larven, die gerade ausgeschlüpft waren, eine Ausbuchtung der ventralen Schlundwand besteht, in welche sich deutlich spaltförmig das Lumen der Schlundhöhle fortsetzt. Schon zwei Tage darauf ist dann die Anlage solide geworden. Es entspricht somit das erste Stadium der Schilderung MEURON's dem zweiten, welches MÜLLER beschrieben hat.

Das zweite Moment ist die Beziehung der Schilddrüsenanlage zum Kiemenarterienstamm, resp. der vorderen Theilungsgabel des S-förmig gekrümmten Herzschlauchs. MÜLLER lässt die Ausbuchtung in direktem Kontakt mit der Wandung des genannten Gefäßstammes entstehen und lässt sogar den Rückzug, welchen das Herz mit seinem Arterienstamm in die Tiefe vollzieht, als Ursache für die Bildung der Schilddrüse gelten. Es soll die Herzwandung an ihrem vorderen Ende in direktem Kontakt mit dem Epithel der ventralen Schlundwand stehen und an dieser Stelle soll das Epithel mit in die Tiefe gezogen werden. Dem muss ich entschieden widersprechen.

Die erste epitheliale Ausbuchtung ist nicht bloß durch embryonales Bindegewebe deutlich von der Wandung des Herzschlauchs getrennt, sondern in einem wenig späteren Stadium (Taf. XI Fig. 19. in welchem die solid gewordene Anlage der Schilddrüse noch durch einen Stiel mit ihrem Mutterboden zusammenhängt, lagert sie überhaupt nicht mehr der Gefäßwand an. Während das vordere Ende des Herzschlauches oder des späteren Kiemenarterienstammes dem Schlundepithel noch wie früher anlagert, weil noch keine knorpeligen Theile

des Zungenbeinkiemensapparates gebildet sind, findet sich die Abgangsstelle der Schilddrüsenanlage von diesem Epithel viel weiter vorn. Der gekrümmte solide Epithelzapfen derselben erstreckt sich zwar in die Theilungsgabel des Arterienstammes herein, reicht aber noch weiter ventralwärts herunter, so dass sein Ende vor der vorderen Fläche des Perikards liegt. Auch von diesem ist es durch Bindegewebe getrennt. Es geht daraus hervor, dass die Schilddrüsenanlage in ihrer Lagerung zwar eine ganz nahe Beziehung zum Herzen hat, doch darf man diesen Verhältnissen keine Bedeutung für die Genese der Schilddrüse beimessen (Fig. 19 t).

Die Abschnürung und Theilung der Schilddrüse sind bekannte Vorgänge. In der folgenden Schilderung der anderen, seither mit der Schilddrüse zusammengeworfenen Gebilde, werde ich den jeweiligen Zustand der eigentlichen Schilddrüse in den einzelnen späteren Stadien kurz angeben.

Der postbranchiale Körper schließt sich zeitlich an die Entwicklung der Schilddrüse an. MEURON giebt eine Abbildung seiner Anlage bei einer Bufo-Larve. Dort war die äußere Kiemenhöhle schon völlig gebildet. Ich muss hierzu bemerken, dass das genannte Organ bei *Rana* sowohl als bei *Bufo* sich bereits bedeutend früher anlegt. Bei 7 mm langen Larven von *Rana esculenta* (Taf. XII Fig. 11), bei welchen die ersten äußeren Kiemen im Zustande ihrer stärksten Entfaltung sind, zeigt sich der spätere häutige Opercularapparat, als ganz schwache Falte vom Zungenbeinbogen ausgehend, gerade angedeutet. Die erste Kiemenspalte, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen, kommt nicht zum Durchbruch. Ihr Schicksal ist bei der Thymus zu erwähnen. Die zweite, dritte und vierte Kiemenspalte ist jederseits offen, dagegen ist die fünfte noch nicht durchgebrochen. Dann zeigt sich auf Querschnitten in der Mitte zwischen den ventralen Enden der fünften Schlundfalten die Anlage der Lungen, welche sich schon in die beiden Säcke getheilt hat. Zu beiden Seiten vom Eingang in den späteren Larynx, zwischen diesem und der fünften Schlundfalte, findet sich, jederseits von der ventralen Schlundwand ausgehend, genau an der Stelle, wo eine sechste Schlundspalte zu erwarten wäre, eine halbkugelige epitheliale Ausbuchtung (Fig. 11 p). Ihre Wandung besteht aus mehrschichtigem sehr hohen Epithel, dessen Zellen viel höher cylindrisch sind als diejenigen des ventralen Schlundepithels, in welches sie direkt übergehen. Die Zellen enthalten wenig braunes körniges Pigment.

Zur Zeit der ersten Anlage dieses paarigen Gebildes ist die

unpaare Anlage der Schilddrüse bereits abgeschnürt und zeigt schon eine schwache mediane Einschnürung als Beginn der Theilung in zwei getrennte Hälften (Taf. XII Fig. 18).

Die Abschnürung der paarigen postbranchialen Ausbuchtung erfolgt sehr rasch, so dass schon bei Larven von 8 mm Länge die Gebilde als geschlossene Bläschen dicht unter dem ventralen Schlundepithel zu beiden Seiten vom Aditus laryngis lagern. Die Bläschen besitzen ein sehr kleines centrales Lumen und eine sehr dicke mehrschichtige Epithelwandung (Taf. XII Fig. 12).

Nach der Ausbildung des knorpeligen Kiemenskelettes liegt das Gebilde jederseits dorsal und medial vom vierten Kiemenbogenknorpel und dicht unter dem Epithel der ventralen Schlundwand. Während die nunmehr in zwei Hälften getheilte Schilddrüse weiter vorn, zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen der ventralen Fläche der Zungenbeincopula anliegt, findet sich der postbranchiale Körper viel weiter hinten, hinter dem vierten Kiemenbogen und liegt stets dorsal vom knorpeligen Kiemenapparat. In dieser Lagerung bleibt er auch während der ganzen Larvenperiode. Er verändert sich nur derart, dass die Dotterblättchen und das Pigment in den auskleidenden Epithelzellen schwinden. Sein Lumen wird weiter und das Epithel seiner Wandung wird häufig einschichtig, hoch cylindrisch, häufiger aber bleibt er mehrschichtig. Colloid zeigt sich niemals in seinem Lumen. Es erinnert niemals an Schilddrüsenewebe. Die weiteren Veränderungen, die in seiner Lagerung und seinem Bau eintreten, entwickeln sich erst mit der Metamorphose und sind bei dieser zu erörtern.

Bei Larven anderer Anuren, die mir zu Gebote standen, wie *Rana temporaria*, *Bufo cinereus*, *Bombinator igneus* und *Hyla viridis* fand ich diese postbranchialen Körper ganz in der dem gleichen Stadium von *Rana esculenta* entsprechenden Ausbildung.

MEURON hat diese Gebilde mit den Supraperikardialkörpern, die v. BEMMELEN bei Selachiern beschrieben hat, homologisirt. Es scheint mir dies durchaus berechtigt. Nur wähle ich für sie die Bezeichnung »postbranchiale Körper«, da sie stets hinter der letzten Kiemenspalte auftreten und da mir ihre genetische Beziehung zur Kiemenschlundhöhle wichtiger erschien, als ihre Lagerung über dem Perikard. Ob sie als ein rudimentäres sechstes Kiemenspaltenpaar aufgefasst werden dürfen, soll später erörtert werden, nachdem die Verhältnisse bei Urodelen beschrieben sind.

Die erste Anlage der Carotidendrüse ist ebenfalls eine epithe-



liale und geht unmittelbar voraus der Entwicklung der kleinen ovalen, als Epithelkörper bezeichneten Gebilde. Diese Theile mögen aus später sich ergebenden Gründen zusammen behandelt werden.

Ich beginne mit Kaulquappen von 11—12 mm Länge (Taf. XI Fig. 13). Die Kiemenhöhle ist noch nicht völlig abgeschlossen, indem der ventrale Rand der Opercularfalte noch frei ist. Aus dem Schlitz, der noch in die Kiemenhöhle führt, hängen die äußeren Kiemenfransen hervor, die sich rückzubilden beginnen. Die Fig. 13 stellt einen seitlichen Sagittalschnitt dar an einer Stelle, wo der Abschluss der Kiemenhöhle gerade erfolgt ist. Die bleibenden inneren Kiemen sind bereits vorhanden in Form kurzer Fortsätze, welche zum Theil schon terminale Theilungen als Beginn der späteren Büschelform zeigen. Diese sitzen dem ersten bis dritten Kiemenbogen in doppelter Reihe, dem vierten nur in einer vorderen Reihe an. An der Stelle nun, wo die bereits gebildete erste Kiemenarterie in den ersten Kiemenbogen eintritt, verlässt gerade vor ihr gelagert eine ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene den Bogen, um, nach vorn umbiegend, den Stamm der späteren Carotis ext. zu bilden. Gerade an der Stelle, wo dieses letztere Gefäß sich nach vorn wendet, erstreckt sich von dem den ersten Kiemenbogen überziehenden Epithel ein solider Zapfen von unten und vorn herkommend zwischen die Arterie (Fig. 13a<sub>1</sub>) und Vene (v<sub>1</sub>) des ersten Bogens hinein (Fig. 13cd). Die Zellen, welche diese Knospe zusammensetzen, sind ganz gleichartig und verhalten sich in ihrem Aussehen genau wie die Zellen des die Kiemenhöhle auskleidenden Epithels (Fig. 14). Sie enthalten wenig braunes körniges Pigment im Plasmakörper. Das Gebilde geht nach dem vorher Gesagten vom Epithel des ersten Kiemen Bogens aus, gerade an dem Punkte, wo die am weitesten ventral gelegenen inneren Kiemenanlagen sich zeigen und zwar in der Fortsetzung der vorderen Büschelreihe des ersten Bogens. An der Stelle, wo diese Epithelknospe (Fig. 14) zwischen die Arterie und Vene hineinragt, bestehen noch keine Anastomosen zwischen diesen beiden Gefäßen.

Suchen wir an den hinteren Kiemenbogen nach gleichen Gebilden, so vermissen wir solche in dem angegebenen Stadium noch gänzlich. Die Verhältnisse sind dort etwas andere als am ersten Kiemenbogen, da eine ventrale Fortsetzung der zweiten, dritten und vierten Kiemenvene nicht besteht. Diese Venen sind überhaupt noch sehr schwach entwickelt. Ehe ich die Entwicklung von ventralen Epithelknospen zwischen dem ersten und zweiten, sowie zwischen

dem zweiten und dritten Kiemenbogen bespreche, mag die Weiterbildung der Carotidendrüse behandelt werden. Es sei nur bemerkt, dass jene Bildungen wenig später auftreten und zwar zuerst bei Larven von 13 mm Länge zu erkennen sind.

Die Carotidendrüse bleibt nur kurze Zeit mit dem Epithel des ersten Kiemenbogens in Verbindung. Sie ist bei Larven von 15 mm Länge abgeschnürt und liegt als kompaktes, platt ovales Körperchen von  $\frac{16}{100}$  mm längstem Durchmesser zwischen der ersten Kiemenarterie und der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene, an der Stelle, wo erstere in den Kiemenbogen eintritt. In diesem Stadium finden sich bereits eine oder zwei direkte kurze und weite Anastomosen zwischen der Arterie und Vene. Dieselben liegen, wenn nur eine vorhanden ist, dorsal von der Epithelknospe, direkt derselben angelagert; wenn noch eine zweite besteht, durchsetzt diese die epitheliale Anlage der Carotidendrüse. Die Zellen, welche diese letztere zusammensetzen, sind ganz gleichartige Epithelzellen, welche in diesem Stadium häufig eine concentrische Anordnung zeigen und sehr dicht zusammenlagern.

Das folgende Stadium entnehme ich Larven von 20 mm Länge. Hier zeigt sich die Carotidendrüse derart weiter gebildet, dass zwischen Arterie und Vene des ersten Kiemenbogens an der angegebenen Stelle sich mehrere Anastomosen gebildet haben, welche die zwischenliegende Epithelknospe durchsetzen und dadurch die sie zusammensetzenden Epithelzellen aus einander drängen. Die Carotidendrüse erscheint nun schon als eine spindelförmige Auftreibung im Gefäßverlauf von  $\frac{17}{100}$  mm Längendurchmesser. Sowohl die Arterie als die Vene laufen glatt durch dies Gebilde hindurch, besitzen, abgesehen von den Anastomosen, getrennte Lumina. Die Masse der Drüse wird gebildet durch das zwischen diesen Gefäßen liegende Epithelknötchen mit den dasselbe durchsetzenden anastomotischen Gefäßen. In diesem Zustand bleibt die Carotidendrüse während der ganzen Larvenperiode. Sie wird nur dadurch modificirt, dass die Weiterbildung des epithelialen Theiles nicht Schritt hält mit dem Wachsthum und der Erweiterung der Blutgefäße. Dadurch tritt die Betheiligung des Epithels an der Bildung dieses Organes bei großen Kaulquappen mehr in den Hintergrund. Einen solchen Zustand findet man bei Larven von 5 cm Länge, die gerade vor der Metamorphose stehen, bei welchen aber die vorderen Extremitäten noch nicht durchgebrochen sind.

Der makroskopische Befund ist auf Taf. XI Fig. 1 dargestellt.

Man erkennt, dass bei *c* die Arterie des ersten Kiemenbogens mit der Vene fest zusammenhängt, und an dieser Stelle eine spindelförmige Auftreibung der Gefäße besteht. Die Carotidendrüse liegt der ventralen Fläche des ersten Kiemenbogenknorpels an. Fertigt man Längsschnitte durch die Drüse, welche mit Querschnitten durch den ganzen Kopf der Kaulquappe ziemlich zusammenfallen, so erkennt man, dass die weiten Lumina der Arterie sowohl, als der Vene direkt durch das Gebilde hindurch verlaufen. Es bestehen aber zwischen den beiden Gefäßen zahlreiche Anastomosen. Ferner wird die spindelförmige Auftreibung bedingt durch Wucherungen, welche besonders ventral zwischen den beiden Gefäßen sich finden.

In Folge deren ventraler Lagerung sieht das Gebilde von der ventralen Körperfläche betrachtet, wie in Fig. 1, viel mächtiger aus als von oben, wenn es von dem knorpeligen Bogen lospräparirt ist. Die Begründung dafür, dass diese Wucherungen gerade ventral sich zuerst finden, liegt ohne Weiteres in der Entstehung der ersten epithelialen Anlage. Dieselbe wuchs von unten her zwischen die Gefäße ein und es traten auch die ersten Anastomosen zwischen Arterie und Vene dorsal von dem Epithelknötchen auf. Später durchsetzen solche auch das letztere, aber erst gegen Ende der Larvenperiode finden sich in direktem Zusammenhang mit diesen Anastomosen Ausbuchtungen der Gefäße, welche schon einen Beginn der nach der Metamorphose entstehenden cavernösen Räume darstellen. Die Wandung dieser Ausbuchtungen ist eine sehr dicke. Sie stellt die oben als ventrale Wucherungen bezeichnete Bildung dar und besteht histologisch nicht nur aus Elementen der Gefäßwand, d. h. Endothel, glatten Muskelzellen und Bindegewebszellen, sondern es finden sich zwischen diesen, die eigentliche Wandung der Gefäßausbuchtungen darstellenden Elementen auch Nester von Epithelzellen, welche aus der ersten Anlage abzuleiten sind.

Das Wesentliche bei der Entwicklung der Carotidendrüse von *Rana* schien mir die Thatsache, dass die erste Anlage eine epitheliale ist. Dieselbe fällt in frühe Larvenperiode und kommt synchron mit den inneren Kiemen zur Ausbildung. Während der ganzen Larvenperiode verlaufen die Lumina der Arterie und Vene ununterbrochen durch das Gebilde, wenn auch am Ende dieser Periode schon Wucherungen aufzutreten beginnen, welche theils von der Gefäßwand, theils von den Zellen der epithelialen Anlage ausgehen. Es ist in diesem Zustand die Carotidendrüse bereits ein gemischtes Gebilde, in so fern eben die genannten beiden Gewebs-



arten sich an ihrem Aufbau beteiligen. Zur Zeit der Metamorphose oder vielmehr im Anschluss an sie obliterirt bekanntlich innerhalb des Bogens die Kiemenarterie der Larve und die Vene wird zum bleibenden Arterienbogen (Boas). Im ersten Bogen kommt es zu starken Wucherungen der Carotidendrüse und es tritt in sie die erste Arterie ein, dagegen zwei Gefäße aus, die Carotis externa und interna. Letztere stellt den Kiemenvenenstamm der Larve dar, erstere deren ventrale Fortsetzung. Dieselben laufen aber nicht mehr glatt durch die Drüse, sondern ihr Lumen ist durch die starken Wucherungen unterbrochen. Das Gebilde bekommt das Aussehen eines cavernösen Knötchens.

Während die Carotidendrüse in ihrer ersten Anlage aus dem Epithel des ersten Kiemenbogens hervorgeht, entstehen kurz nach diesem Gebilde weiter hinten noch andere solide Epithelknospen, welche die Anlage der von mir als Epithelkörperchen des erwachsenen Frosches geschilderten Bildungen darstellen.

Vierzehn Tage nach dem Verlassen des Eies zeigen die Kaulquappen eine Länge von 13 mm. Der häutige Opercularapparat hat sich bereits gebildet, es findet sich aber jederseits noch eine weite, nach außen mündende Spalte, aus welcher die zuerst gebildeten äußeren Kiemenfransen herabhängen.

Auf horizontalen Längsschnitten (Fig. 4) erkennt man, dass sich der knorpelige Zungenbein-Kiemenapparat schon ganz differenziert hat. Die inneren Kiemen bestehen schon als lange Zapfen, an welchen seitlich bereits kleinere Fortsätze sich finden als Beginn der späteren Büschelbildung. Zur Schilderung der uns interessirenden Verhältnisse beziehe ich mich auf Taf. XI Fig. 4. Dieselbe stellt einen Horizontalschnitt durch den Kopf einer 15 mm langen Larve von *Rana esculenta* dar. Der Schnitt ist sehr tief gelegt, gerade unter dem Zungenbeinkörper, so dass man die Anheftung der Kiemenbogenknorpel nicht mehr erkennt, wohl aber die Knorpel eine Strecke weit in ihrem Verlauf in den einzelnen Kiemenbogen. Der vordere Theil der Zungenbeincopula (*c.br*) ist noch getroffen, eben so dessen ventraler knorpeliger Fortsatz (*p.c*), dessen schon W. MÜLLER bei der Bildung der Schilddrüse Erwähnung thut. Diesem liegt auch hier die Schilddrüse *t*<sub>1</sub> von vorn her an. Sie befindet sich gerade in dem Stadium der Zwerchsackform, also dicht vor der Theilung in zwei Hälften. Auf unserem Schnitt ist die linke Hälfte schwächer ausgebildet als die rechte, ferner zeigt sich ein langer Fortsatz, nach vorn spitz auslaufend. Derselbe geht vom Isthmus der Schild-

drüsenanlage aus und zeigt uns den Weg, den die Schilddrüse bei ihrer Entwicklung von vorn nach hinten zurückgelegt hat. Das etwas unregelmäßige Verhalten der Schilddrüsenanlage, wie es die Fig. 4 zeigt, findet sich gerade in diesem Stadium und in dem nächst späteren sehr häufig. Histologisch besteht die Thyreoidea auf diesem Schnitte aus sehr pigmentreichen, lose zusammenliegenden Zellen. An den beiden kolbigen Lappen des Zwerehsackes erkennt man bereits eine Andeutung von Schlauchbildungen. Hinter der Schilddrüsenanlage liegt der Kiemenarterienstamm (*a.b*), der sich in drei Äste jederseits theilt. Die Arterie für den zweiten Kiemenbogen ist die stärkste, während die für den ersten Kiemenbogen in jüngeren Stadien viel mächtiger war. Hinter dem Kiemenarterienstamm liegt der Perikardialsack mit dem Querschnitt des Herzschlauches (*c*). Zu beiden Seiten trifft man die Kiemenbogen. Zu vorderst liegt der Knorpel des Zungenbeinbogens (*e.h*), hinter welchem sich die zweite Schlundspalte findet. Die vor dem Zungenbeinbogen gelegene erste Schlundspalte ist auf dem Schnitt nicht getroffen, sie liegt in höheren Schnitten und ist fast ganz rückgebildet. Ihr wird bei der Entwicklung der Thymus zu gedenken sein. Die zweite bis fünfte Kiemenpalten sind gerade an der Stelle getroffen, wo die entodermalen Schlundfalten an das ektodermale Epithel stoßen, welches die äußere Kiemenhöhle auskleidet. Mit der hinteren Fläche des häutigen Opercularapparates ist die vordere Fläche des ersten Kiemenbogens fest verwachsen. Auf der linken Seite erkennt man noch die einfache Epithellamelle, welche beide trennt, da der Schnitt links etwas tiefere Theile trifft, als rechts. Die äußere Kiemenhöhle ist auf dem Schnitte ganz geschlossen, dagegen ist sie in etwas tiefer folgenden Schnitten noch weit offen und lässt die ursprünglichen äußeren Kiemen hervorstehen, die hier schon sich rückzubilden beginnen. Das Wesentliche, was auf unserem Schnitte nun zu beachten ist, sind jederseits zwei solide Epithelknospen (*e'*), welche zwischen erstem und zweitem und zwischen zweitem und drittem Kiemenbogen medialwärts gegen die Theilungsgabeln der Kiemenarterien vorspringen. Auf Querschnitten erkennt man noch besser ihre Anordnung im Verhältnis zu den Kiemenpalten und Bogen. Einen solchen Schnitt nehme ich vom folgenden Stadium zur Hand (Fig. 5). Es ist dies einer Kaulquappe von 20 mm Länge entnommen. Bei solchen Larven ist der mediane Zusammenhang der beiden Schilddrüsenlappen gerade gelöst. Die Kiemenbüschel sind schon reichlich verzweigt. Die ersten äußeren Kiemen sind in der

äußeren Kiemenhöhle völlig rückgebildet. Letztere mündet bloß noch durch den links gelegenen Porus der Athemröhre nach außen. Der vorliegende Querschnitt ist durch den hinteren Kopfabschnitt gelegt. Das Gehörorgan ist getroffen. Die eben paarig gewordene Schilddrüse liegt zwei bis sechs Schnitte weiter vorn. Ventral erkennt man in der Mitte unter dem weiten Lumen der Schlundhöhle den breiten Querschnitt des Zungenbeinkörpers (*c.b.*), an welchem seitlich die ventralen Enden des ersten und zweiten Kiemenbogens (im Schrägschnitt getroffen) ansitzen. Der erste Kiemenbogen (*b.*) ist in seinem ventralen Ende schräg durchschnitten. Man sieht, wie er lateral mit dem häutigen Kiemendeckel zusammenhängt. Unter dem Schrägschnitt durch das ventrale Ende dieses Kiemenbogens zeigt sich jederseits der Querschnitt eines kleinen Hohlraums, dessen Wand mit Epithel ausgekleidet ist. Da unregelmäßig durchschnittene Kiemenbüschel darin liegen, erkennt man diese Räume leicht als die Kiemenhöhlen. Gerade unter der Anheftungsstelle des ventralen und medialen Endes des ersten Kiemenbogens sieht man jederseits eine Epithelknospe (*e*), die sich medialwärts unter den Knorpel des zweiten Kiemenbogens erstreckt; links hängt diese Knospe durch einen schlanken Stiel mit dem Epithel der Kiemenhöhle zusammen, rechts hat sie sich von diesem, ihrem Mutterboden, schon abgelöst. Dass das ventrale Ende des zweiten Kiemenbogens sich direkt an diesen Schnitt nach hinten anschließt, geht daraus hervor, dass bereits der Knorpel dieses Bogens getroffen ist. Der Schnitt trifft an der Stelle, wo sich die Epithelknospen finden, genau den ventralen Winkel zwischen erstem und zweitem Kiemenbogen. Dies wird leicht verständlich, wenn man den Horizontalschnitt Fig. 6 desselben Stadiums in Vergleichung zieht. Die Zellen, welche die solide Knospe zusammensetzen, sind ganz wenig pigmentirt (Fig. 7), zeigen rundlich ovale Kerne und gehen durch den verjüngten Stiel direkt in das Epithel der Kiemenhöhle über. Die Zellen des letzteren Epithels sind durchaus gleichartig mit den Zellen des Stiels und der Knospe (Fig. 6 und 7).

Es fiel mir bei der Durchmusterung der Serien auf, dass ganz dicht bei diesen Knospen Ganglien liegen, welche dem Glossopharyngeus und den branchialen Ästen des Vagus angelagert sind und welche leicht mit den abgeschnürten Epithelknospen verwechselt werden können.

Es sind in neuerer Zeit verschiedene Arbeiten erschienen, welche zeigen, dass bei Säugethieren die großen Nervenstämmе des Facialis.



Glossopharyngeus und Vagus in früher Entwicklungsperiode mit dem Epithel an dem dorsalen Rand der Kiemenspalten in Beziehung stehen (FRORIEP und BEARD). FRORIEP hat in Folge dessen die den genannten Nervenstämmen zugehörigen Ganglien als rückgebildete Sinnesorgane gedeutet. Es sind die von mir beschriebenen Epithelknospen zwar am ventralen Rande der Kiemenspalten zu finden, doch beziehe ich mich auf die erwähnte Arbeit, weil ich bei Froschlarven beobachtete, dass auch in dem weiteren Verlaufe dem Stamme des Glossopharyngeus und den branchialen Ästen des Vagus Ganglien angelagert sind und zwar gerade an den ventralen Enden der Kiemenspalten. Die Ganglien lagen ganz dicht an den Epithelknospen, die ich oben schilderte, und zwar war diese Lagebeziehung zuweilen derart, dass ich im Anfang zweifelhaft war, was Ganglion, was Anlage des Epithelkörpers sei. Doch konnte ich an der Hand verschiedener Stadien und bei genauer Berücksichtigung der histologischen Verhältnisse diese Frage entscheiden. Ich habe über die erste Entwicklung der genannten Nervenstämmе keine Untersuchungen angestellt, doch ist nach den mir vorliegenden Serien in dem Stadium, in welchem sich die genannten Epithelknospen bilden, keine Rede mehr von einem Zusammenhang zwischen Nervenganglien und Epithel. Sollten sich die ventralen Ganglien auch vom Epithel aus bilden und den Nervenstämmen dann anlegen, so geschieht dies jedenfalls in einer früheren Periode, ehe sich die Anlage der Epithelkörper findet. Die Epithelknospen stehen in ihrer ersten Entwicklung niemals in Verbindung mit Nervenstämmen und unterscheiden sich von den neben ihnen liegenden Ganglien schon in früher Periode durch das Aussehen ihrer Formelemente, sowie wesentlich durch ihr späteres Verhalten, so dass eine Verwechselung beider Gebilde auf die Dauer nicht möglich ist. Nach FRORIEP und BEARD traten die Nervenstämmе vermittels ihrer Ganglien derart in direkte Verbindung mit dem Epithel der Oberhaut, dass die Epithelzellen von den Ganglienzellen nicht zu trennen sind, vielmehr direkt in dieselben übergehen. Dabei ist aber nicht nachgewiesen, ob die Ganglienzellen mit dem Nervenstamm an das Epithel herantreten oder ob die Ganglienzellen aus dem Epithel sich bilden. In letzterem Falle wäre, da nach BEARD bei Amphibien ähnliche Beziehungen sich finden sollen, das erste histologische Verhalten der Ganglienanlage und der von mir geschilderten Epithelknospen schwer zu trennen. Es sind, wie schon betont, zwei Momente von Wichtigkeit: Erstens die Thatsache, dass die Epithel-

knospen ontogenetisch später auftreten, als die Ganglien und ferner, dass sie niemals in Verbindung mit Nerven oder deren Ganglien stehen. Zu der Zeit, wann die Knospen sich bilden, zeigen sich die Ganglien aus großen, reichlich schwarz pigmentirten Zellen mit großen runden Kernen bestehend und lagern den Nervenstämmen dicht an. Die Zellen der Epithelknospen besitzen meist ovale Kerne: ihre Plasmakörper zeigen spärliches, meist bräunliches Pigment. Die Knospen stoßen ganz nahe an die Ganglien, sind aber stets durch Bindegewebe von ihnen getrennt.

Auf diese Verhältnisse glaubte ich hinweisen zu müssen, weil ich dachte, eine eventuelle Beziehung zwischen Ganglien und Epithelknospen würde einen Anhaltspunkt für die genetische Bedeutung letzterer geben. Nach dem Angeführten ist jedoch klar, dass beide auch genetisch vollkommen verschiedene Bildungen sind. Darin aber, dass die Ganglien so nahe dabei liegen, muss ich den Hauptgrund erblicken, warum die geschilderten Epithelknospen in ihrer Entwicklung seither übersehen wurden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zum weiteren Verhalten der ventralen Epithelknospen des zweiten und dritten Kiemenbogens zurück. Ich verweise auf den Horizontalschnitt Fig. 6. Der Schnitt ist nach Fig. 4 leicht verständlich. Die Schilddrüse (*t*) ist paarig geworden. Die Epithelknospen hängen zum Theil mit etwas verjüngtem Stiele noch mit ihrem Mutterboden zusammen (Fig. 7), die linke hintere hat sich gerade abgelöst. Dabei will ich gleich bemerken, dass die Folge der Abschnürung eine unregelmäßige ist. In der Regel sind die vorderen Knospen größer als die hinteren und lösen sich auch früher von ihrem Mutterboden ab.

Diese Knospen bilden die Anlage der seither als Nebenschilddrüsen gedeuteten, oben als Epithelkörperchen bezeichneten Gebilde. Sie haben in ihrer ersten Entstehung durchaus nichts mit der Schilddrüse zu thun und bewahren auch in späterer Zeit stets ihre Selbständigkeit (Fig. 7, 8 und 9).

Zwischen drittem und viertem Kiemenbogen sah ich in frühen Stadien niemals ein Gebilde, das den an vorhergehenden Bogen bestehenden Epithelknospen entsprach. Dagegen fand ich in wenigen Fällen bei Fröschen nach der Metamorphose entweder auf einer oder auf beiden Seiten drei Epithelkörperchen. Es ist demnach die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass auch an der fünften Kiemenspalte hin und wieder eine solche Knospe sich bildet. Dies ändert natürlich nichts an der Regel.

Es fragt sich ferner, ob die epitheliale Anlage der Carotidendrüse eine den Epithelkörperchen entsprechende Epithelknospe des ersten Kiemenbogens darstellt. Dies ist unzweifelhaft zu bejahen. Dass jene sich etwas früher bildet, findet eine genügende Erklärung in der früheren mächtigeren Ausbildung des ersten Kiemenbogens. Dass sie etwas verschieden gelagert ist und in Folge dessen auf den Horizontalschnitten nicht an dem zu erwartenden Platze liegt, wird verständlich, wenn man erstens bedenkt, dass die Vene des ersten Kiemenbogens eine ventrale Fortsetzung besitzt, welche gerade vor der Eintrittsstelle der Arterie den Bogen verlässt (diese ventrale Fortsetzung der Vene ist bei der Bildung der Epithelknospe schon vorhanden), und wenn man ferner die Lagerung der Epithelkörperchen nach ihrer Abschnürung in Erwägung zieht. Diese Verhältnisse finden sich sehr klar bei Kaulquappen von 22 mm Länge. Hier lagern die abgeschnürten kugeligen Epithelkörperchen jederseits unter dem ventralen Ende des zweiten resp. dritten knorpeligen Kiemenbogens und zwar gerade vor der betreffenden Arterie da, wo sie in ihren Bogen eintritt. Würde in früherer Zeit auch an diesen Bogen eine ventrale Fortsetzung der Venen austreten, so fänden sich die Knospen, welche zu den Epithelkörperchen werden, genau an dem Platze in ihrem Bogen, welchen die Anlage der Carotidendrüse in dem ihrigen einnimmt.

In der Folge ändern die Epithelkörperchen in so fern ihren Platz, als sie etwas ventralwärts sich verschieben, so dass sie dann ventral von der zweiten resp. dritten Kiemenarterie liegen (Taf. XII Fig. 15c rechts). Dies findet man bei Kaulquappen, welche die hinteren Extremitäten gerade zu entwickeln beginnen. Dann rückt das hintere Körperchen etwas nach vorn, entfernt sich mehr von der Arterie des dritten Kiemenbogens und nähert sich dem vorderen Körperchen. In dieser Anordnung finden wir die Gebilde bis zur Metamorphose (Fig. 1cc). Was das histologische Verhalten dieser Epithelkörper betrifft, so verschwindet kurz nach der Abschnürung alles Pigment aus den Zellen, welche schon die Knospen zusammensetzten (Fig. 7). Die Körper haben dann ovale Form, sind kompakt und aus ganz gleichartigen Zellen zusammengesetzt. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass diese Elemente Epithelzellen darstellen: dies geht aus der Art der Entwicklung des Körperchens hervor.

Bei Kaulquappen von 22 mm Länge, bei welchen die hinteren Extremitäten noch nicht entwickelt sind, zeigen die Epithelkörperchen sich von einer bindegewebigen Kapsel umgeben. Von dieser



dringen wenige verästelte Bindegewebszellen ins Innere des Gebildes ein (Fig. 8). Dazwischen aber bilden die noch locker zusammenliegenden Epithelzellen die Hauptmasse des Organs.

Es findet gegen Ende der Larvenperiode eine Vermehrung sowohl des Bindegewebes als der Epithelzellen statt. Es behält dabei das Bindegewebe in den Gebilden nur die stützende und ernährende Funktion. Zur Rückbildung der Epithelzellen durch etwa auftretende mesodermale Rundzellen kommt es nicht. Man sieht niemals degenerative Veränderungen an jenen. Der Bau der fraglichen Körper ist aber bei Fröschen in so fern ein eigenthümlicher, als die Bindegewebszellen in mächtigen Zügen sich darin finden, die in spiraligen Touren verlaufen. Die dazwischen liegenden Epithelzellen setzen sich nicht scharf davon ab (Fig. 9), und man kann aus einem solchen Bilde ohne Vergleichung mit anderen Stadien nicht sagen, wie die Zellen zu deuten sind. Doch bewahrt einen die Größe und Form der Zellkerne vor einer Verwechslung mit Lymphzellen. Sie besitzen meist längliche Form und einen größten Durchmesser von 6—7  $\mu$ , während die Rundzellen der ventralen Kiemenreste und der Thymus nur 4  $\mu$  messen. In Fig. 9 Taf. XI versuche ich auf einem medianen Durchschnitt den Charakter des Gewebes dieser Gebilde bei *Rana esculenta* wiederzugeben. Es ist mir kein Organ bekannt, das einen ähnlichen Gewebsscharakter trüge; es stellt ein eigenartiges Mischgewebe dar. Vergleicht man die Fig. 9 mit Fig. 10, welche ein solches Gebilde am *Triton taeniatus* darstellt, so wird jene viel verständlicher.

Nachdem im Vorhergehenden die Entwicklung und der Bau von Carotidendrüse und Epithelkörpern beschrieben wurde, fragt es sich, ob wir in ihnen ektodermale oder entodermale Bildungen erblicken müssen. Da diese Theile sich von den Kiemenbogen resp. -Spalten absnüren, so ist zunächst die Bildung der Batrachierkiemen zu besprechen.

Bekanntlich bilden sich bei Froschlarchen direkt nach dem Auskriechen die sogenannten äußeren Kiemen, welche von dorsalen Enden der Kiemenbogen ausgehend, als ektodermale Bildungen bezeichnet werden müssen. Diese Kiemen, welche an den drei, hinter dem Hyoidbogen gelegenen Visceralbogen auftreten, unterliegen einer regressiven Metamorphose, nachdem sich vom Zungenbeinbogen aus der häutige Opercularapparat gebildet hat. Indem letzterer, in Form einer Hautfalte nach hinten wachsend, mit der äußeren Haut der Seiten- und Bauchwand verwächst, schließt er die Kiemenhöhle ab.

Dieselbe mündet bei *Rana* nur durch den unpaaren, links gelegenen Porus nach außen. Die ersten schon genannten äußeren Kiemen werden in diese Höhle eingeschlossen und atrophieren. Im Anschluss daran bilden sich die sogenannten inneren Kiemen der Froeschlarven. Dieselben stellen nach GÖTTE ebenfalls ektodermale Bildungen dar und sind deshalb ebenfalls als Außenkiemen zu bezeichnen, im Gegensatz zu den aus dem Epithel der Schlundspalten hervorgehenden inneren Kiemenbildungen. Während GÖTTE diesen letzteren Formationen eine respiratorische Funktion beimisst und sie eben deshalb als innere Kiemen bezeichnet, hat BOAS später nachgewiesen, dass solche Funktion in Folge der Art und des Grades der Blutversorgung vollkommen ausgeschlossen ist. Es sind nur spärlich mit Blut versorgte Fortsatzbildungen, welche einen Filtrirapparat darstellen. Derselbe verhindert, dass gröbere Partikelchen aus der Mundhöhle in die Kiemenhöhle gelangen. Letztere Bildungen lasse ich hier bei Seite und möchte nur auf die Entwicklung der von GÖTTE als mediale oder untere Außenkiemen, von anderen Autoren als die inneren Kiemen der Anurenlarven bezeichneten Gebilde aufmerksam machen. Die Öffnung der Kiemenspalten kommt derart zu Stande, dass die beiden Blätter der dritten bis fünften Schlundfalten, nachdem sie das Ektoderm erreicht haben, aus einander weichen und eine Einsenkung des letzteren, die von außen erkennbare Kiemenfurche, zwischen sich fassen. Die Entodermblätter schieben sich unter das Ektoderm ein und verwachsen mit demselben. Dann rücken die beiden Blätter der Schlundfalte aus einander, es trennt sich das Ektoderm in der Tiefe der Kiemenfurche und die Kiemenspalte ist damit durchgebrochen. Durch die Entstehung der Kiemenspalten werden auch die Kiemenbogen frei und selbständig. Sie besitzen an ihrer äußeren Oberfläche einen schmalen ektodermalen Überzug, während die vordere und hintere Fläche der Bogen, welche die eigentlichen Spalten begrenzen, von Entoderm überzogen sind. Nun bilden sich die inneren Kiemenbüschel gerade in den Linien, in welchen Ekto- und Entoderm zusammenstoßen, resp. da, wo das Entoderm sich eine Strecke weit unter das Ektoderm eingeschoben hat. Diese Linien werden durch die vorderen und hinteren Kanten der Kiemenbogen dargestellt. Es finden sich sieben solche Kanten. Die ersten bis dritten Kiemenbogen (hinter dem Zungenbeinbogen) besitzen je eine vordere und eine hintere Kante, der vierte Kiemenbogen besitzt nur eine vordere. Da, wie gesagt, gerade an diesen Kanten, wo Ektoderm und Entoderm zusammenstoßen, die Kiemen-

büschel auswachsen, so ist nicht zu entscheiden, ob bei ihrer Bildung, abgesehen von dem unterliegenden, die Gefäßschlingen tragenden Bindegewebe das ektodermale oder das entodermale Epithel die Hauptrolle spielt.

Für die Kiemen ist die Bildung aus dem Ektoderm desshalb wahrscheinlicher, weil sich die ersten Zapfen, als Anlage der späteren Büschel, nicht genau an die beschriebenen Kanten halten, sondern häufig auch gegen einander vorrücken, so dass sie sich auf der Mitte der konvexen Oberfläche des Bogens, die vom Ektoderm überzogen ist, treffen. Man müsste, um ihre entodermale Bildung zu begründen, die Rückbildung des oberflächlichen ektodermalen Epithels nachweisen können, was mir nicht gelungen ist. Dass die Kiemenanlagen in ihrer ersten Entstehung pigmentirt sind, ist kein Beweis für ihre ektodermale Herkunft, da z. B. die Anlage der Schilddrüse auch sehr dicht mit Pigment erfüllte Zellen führt.

Die Frage, ob die Carotidendrüse und die Epithelkörperchen ektoder oder entodermaler Genese sind, ist bei Batrachiern nicht sicher zu lösen. Sie entstehen gerade an der Grenze beider Epithelien und wuchern ins unterliegende Bindegewebe, so dass die Zellen des Entoderm zuerst durchbrochen werden müssten, wenn das Ektoderm den Ursprungskeim darstellte. Die Carotidendrüse bildet sich am ventralen Ende des ersten Bogens vom Epithel, in der direkten Fortsetzung der vorderen Kiemenbüschelreihe dieses Bogens, während die Epithelkörperchen zwischen dem ersten und zweiten, sowie zwischen zweitem und drittem Kiemenbogen, aber auch am ventralen Ende entstehen. Das vordere gehört dem zweiten, das hintere dem dritten Kiemenbogen an. Wir müssen, in Folge dieser Anordnung gerade an der Grenze des Epithels, die Frage, ob diese Dinge ektoder oder entodermal entstehen, ontogenetisch unbeantwortet lassen, vielleicht findet sie nach der Besprechung der betreffenden Verhältnisse bei Urodelen eine Lösung auf vergleichend-anatomischem Wege.

Ehe ich auf die Metamorphose übergehe, möchte ich die geschilderten Organe im Larvenzustand nochmals kurz in ihrer Lagebeziehung zusammenfassen (Fig. 1). Die Schilddrüse (*t*), welche aus der vorderen medianen Anlage hervorgeht, ist in zwei Hälften getheilt und liegt dem hinteren Theil des Zungenbeinkörpers dicht an, zu beiden Seiten von einem knorpeligen, nach hinten gerichteten Fortsatz und etwas hinter demselben. An der Spitze dieses Fortsatzes inserirt ein kleiner Muskel, welcher von einem Höcker des medialen Endes vom zweiten Kiemenbogenknorpel entspringt. Dieser



Muskel bedeckt von unten die Schilddrüse und hält sie dicht gegen das Zungenbein gedrängt: auf der rechten Seite der Abbildung ist dieser Muskel erhalten *m*). Die Drüse liegt eine Strecke weit vor der Theilung des Kiemenarterienstammes. Sie ist vom Orte ihrer Entstehung, d. h. der Gegend der zweiten Schlundspalte, nach hinten gerückt, aber nicht in gleichem Maße wie das Herz mit seinem Arterienstamm nach hinten gewandert ist. Dadurch ist die Schilddrüse später, aber doch schon in der Larvenperiode, weiter von der Theilungsgabel der Kiemenarterie entfernt, als bei ihrer ersten Entwicklung. Sie ist also im Verhältnis zum Herzen nach vorn gerückt.

Während zur Zeit, wo die unpaare Anlage der Schilddrüse Zwerchsackform annimmt und sich dann theilt, Unregelmäßigkeiten in ihrer Form häufig sind, so dass eine Hälfte größer wie die andere ist, oder auch auf einer Seite zwei Drüsenpakete sich finden, gleicht sich dies sehr rasch aus, so dass bei Larven von 16 mm Länge sich konstant eine paarige Schilddrüse findet, deren beide Hälften meist an Größe nicht wesentlich verschieden sind.

Außer der Schilddrüse finden sich bei Larven die Carotidendrüse (*c.d.*), welche aus einer Epithelknospe des ventralen Endes vom ersten Kiemenbogen hervorgeht, ferner die ventralen epithelialen Abschnürungen der dritten und vierten Kiemenspalten, welche in Form ovaler Knötchen (*e*) von solidem Bau bestehen. Das erste liegt der Theilungsgabel der ersten und zweiten Kiemenarterie ventral an, das zweite liegt zwischen zweiter und dritter Kiemenarterie, ersterer genähert. Medial von diesen Gebilden verläuft die Vena jugularis nach hinten.

Diese Körper sind somit weit von der Schilddrüse entfernt gelagert und ergeben sich auch aus ihrer Genese als vollkommen von der Schilddrüse verschiedene Organe.

Endlich findet sich noch der paarige postbranchiale Körper, der auch weit von der Schilddrüse sich entwickelt hat und an seinem Platze zu beiden Seiten des Kehlkopfeinganges, dorsal vom Zungenbein, gelagert bleibt. Er nähert sich in keiner Weise der Schilddrüse. Er besteht noch aus einem einfachen Bläschen jederseits, das von mehrschichtigem Cyliinderepithel ausgekleidet ist und in seinem sehr engen centralen Lumen kein Colloid enthält.

Es fehlt im Larvenstadium das große paarige lymphoide Knötchen, welches beim Frosch unter dem lateralen Rectusrande in der Nähe seiner Insertion liegt, und welches als Schilddrüse des er-

wachsenen Frosches mehrfach abgebildet und beschrieben wurde. Wenn man den oben geschilderten Befund beim jungen Frosch sechs Wochen nach der Metamorphose betrachtet, so liegt der Gedanke nahe, dass dies Gebilde aus der Schilddrüse hervorgehe, indem jederseits Theile des Organs, vom Hauptorgan sich loslösend, ihren acinösen Charakter aufgeben und durch Degeneration in die lymphoid oder besser gesagt atypisch gebauten Gebilde übergehen. Es hat dies in so fern nichts Widersinniges, als in der That in früher Periode, wie angedeutet, Unregelmäßigkeiten in der Theilung der unpaaren Schilddrüsenanlage gar nicht selten sind. Thatsache aber ist, dass sich dies in der späteren Larvenperiode vollständig ausgleicht, so dass dann die Schilddrüse ein ganz reguläres paariges Knötchen bildet und acinös gebaut ist. Die früheren Unregelmäßigkeiten sind durchaus ungleich bei verschiedenen Individuen, dagegen findet man im späteren Verhalten eine so auffallende Konstanz, dass die Bildung der Theile eine vollkommen gleichartige sein muss. Es ist mir niemals gelungen, den Übergang eines Theiles oder der ganzen acinös gebauten Schilddrüse in ein lymphoides Gebilde zu beobachten, obgleich ich lange danach gesucht habe. Bei den Larven findet man stets die acinöse Schilddrüse allein, bei Fröschen nach der Metamorphose daneben das große lymphoide Gebilde. Da somit die Entstehung des letzteren an die Metamorphose geknüpft ist, so ist zu eruiern, ob nicht bei der Rückbildung der Kiemen regelmäßig gewisse Theile erhalten bleiben, welche später das lymphoide Knötchen darstellen. Dafür sprach von vorn herein die Thatsache, dass dieses Gebilde bei verschiedenen Gattungen der Anuren eine verschiedene Lage einnimmt, aber immer nur im Bereich der äußeren Kiemenhöhle sich findet.

Am Ende der Larvenperiode von *Rana esculenta*, wenn die vorderen Extremitäten kurz vor ihrem Durchbruch stehen, zeigen sich an der inneren Lamelle des Kiemendeckels zahlreiche helle Knötchen, welche auf Schnitten sich als Lymphfollikel erweisen, deren Zellen aber zwischen die Zellen des deckenden Epithels einwandern. Diese Follikel sind meist unregelmäßig angeordnet. Ganz regelmäßig findet sich aber am vordersten medialen Ende der äußeren Kiemenhöhle eine beträchtliche Epithelwucherung, die ein recht großes Knötchen darstellt (Taf. XII Fig. 15 *ek*). Die in der äußeren Kiemenhöhle eingeschlossenen Kiemenbüschel werden kürzer und dicker und besonders ist das sie überziehende Epithel nicht mehr einschichtig und platt, sondern mehrschichtig und die tiefsten Schichten

bestehen aus kubischen Zellen. Es beweist dies schon, dass die Kiemenathmung kaum mehr bestehen kann. Der erste Vorgang, der den Beginn der Metamorphose anzeigt, ist der Durchbruch der vorderen Extremitäten. Daran schließt sich die Entwicklung des bleibenden Mundes unter Ausbildung des Kieferapparates und Rückbildung des Hyoidbogens. Gleichzeitig damit vollzieht sich die Rückbildung der hinteren knorpeligen Kiemenbogen mit den Kiemenbüscheln und der ganzen äußeren Kiemenhöhle.

Mit der Rückbildung ist aber nicht gesagt, dass die Theile völlig verschwinden, sondern es bleiben, wie sich zeigen wird, konstante Reste übrig.

Neugebildet werden viele Muskeln in dieser Gegend, die an die Bildung der Zunge geknüpft sind. Auch von hinten her kommende Muskeln werden theils neugebildet, theils durch die Rückbildung des Kiemenapparates wesentlich modificirt: ich erinnere hier an den Rectus (sternohyoideus) und den Omohyoideus. Es sind nun zwei Gebilde, welche durch ihre Ausbildung den Kiemenapparat einengen und bei seiner Rückbildung auf einen bestimmten Punkt hindrängen. Dies ist der Unterkiefer in seiner Ausbildung von vorn und seitlich und der Schultergürtel in der Entwicklung von hinten her. Während durch die Ausbildung der Zunge dem Zungenbeinkörper als Ursprungspunkt der Muskeln eine Bedeutung für später gesichert und damit seine Erhaltung geboten wird, werden die Kiemenbogen eng an die hintere Seitenfläche des Zungenbeinkörpers angepresst, und so kommen sie gerade in den Winkel zwischen hinterem Körperfortsatz und hinterem Horn des Zungenbeinkörpers zu liegen.

Die ganze Rückbildung des Kiemenapparates verläuft unter dem Bilde einer akuten Entzündung. Bekanntlich wird mit dem Beginn derselben der Mund geschlossen und während der Dauer der Kieferentwicklung und Kiemenrückbildung keine Nahrung aufgenommen.

Die ganze Gegend der Kiemenhöhle wird reichlich infiltrirt von lymphoiden Zellen, und zwar betrifft dies nicht bloß den Kiemenapparat selbst, sondern auch alle anderen, in seinem Bereich liegenden Organe. Die äußere Kiemenhöhle schließt sich durch Aneinanderlegen der auskleidenden Epithelflächen.

Die Epithelzellen werden von massenhaft zwischen sie eindringenden lymphoiden Zellen aus einander gedrängt und liegen im Zustande trübkörniger Schwellung regellos zwischen diesen Elementen. Die Knorpel sind im Beginn der Metamorphose meist unregelmäßig eingeknickt. Schon am Ende der Larvenperiode waren die Knorpel-



zellen sehr groß, die knorpelige Zwischensubstanz hingegen ganz spärlich geworden. Nun bildet diese Substanz [besonders in der Mitte der Knorpel nur ein ganz feines Netzwerk. Die Knorpelhöhlen, die früher stets nur eine kleine rundliche Knorpelzelle enthielten, sind sehr groß geworden: es liegt auch jetzt meist nur eine Zelle darin, um dieselbe ist aber eine, wie es mir den Eindruck macht, schleimige Zwischensubstanz ausgeschieden. Das Knorpelnetz schwindet dann, und es zeigt sich einfaches Schleimgewebe, welches auch zellig infiltrirt wird. Einzelne Ecken und Kanten der Knorpel, an welchen Muskeln ihren Ansatz nahmen, und welche in Folge dessen auch am Ende der Larvenperiode noch aus kompakter Substanz bestehen mussten, erhalten sich länger in Form kleiner Knorpelreste inmitten des infiltrirten Gewebes.

Gleichzeitig mit diesen Rückbildungsvorgängen an den Knorpelspannen der kiementragenden Bogen vollziehen sich auch Umbildungen der Muskulatur. Diese beeinflussen sehr wesentlich die spätere Lagerung der Schilddrüse, sowie der Epithelkörperchen. Es kommt hier zunächst der *Musculus rectus abdominis* in seiner vorderen Portion als *Sternohyoideus* in Betracht.

Der *Rectus abdominis* der Kaulquappen setzt sich nach vorn theilweise bis zum Zungenbeinkiemensapparat fort. Hierbei verläuft das Faserbündel, welches lateral von einem an der ventralen Fläche des Perikards endigenden Bündel nach vorn zieht, über die Seitenflächen des Perikards, um sich an einem ventralen Höcker des dritten Kiemenbogenknorpels festzusetzen. Einige Fasern setzen sich aber direkt fort in einen kurzen nach vorn und medialwärts verlaufenden Muskel, welcher als vordere Portion des *Sternohyoideus* der Kaulquappe beschrieben wurde (DUGÈS, pag. 149, Fig. 1 rechts *m*). Dieser Muskel, der sich also theils direkt aus dem *Rectus* fortsetzt, theils aus Fasern besteht, welche an dem gleichen Höcker des dritten Kiemenbogens entspringen, wo der größte Theil des *Rectus* inserirt, dieser Muskel, sage ich, zieht schräg nach vorn und medialwärts und inserirt mit dem anderseitigen, in stumpfem Winkel konvergierend, an der hinteren Spitze eines dreieckigen Knorpelfortsatzes, der von der ventralen Fläche der Zungenbeincopula ausgeht. Vor letzterem Fortsatz theilte sich früher die unpaare Schilddrüsenanlage in zwei Hälften und liegt jetzt zu beiden Seiten hinter diesem Fortsatz derart, dass sie von dem vordersten kleinen Muskel gerade bedeckt wird. Sie liegt also zwischen diesem Muskel und der ventralen Fläche des Zungenbeinkörpers. Bei der Metamorphose bildet

sich mit dem dreieckigen Knorpelfortsatz auch der an ihm inserirende Muskel zurück, und gleichzeitig bilden sich Rectusfasern aus, welche an der ventralen Fläche des Zungenbeinkörpers inseriren. Diese Fasern treffen gerade die Schilddrüse, durchsetzen sie auch theilweise, drängen aber das Organ im Ganzen medialwärts, so dass es nun zwischen den sich gerade bildenden Musc. hyoglossus und die Insertion des Rectus eingeschoben ist. Auf diese Weise kommt die Schilddrüse auch häufig mitten zwischen die Rectusfasern hinein zu liegen, wie oben beschrieben. Ich richtete mein Augenmerk speciell auf diese Beziehung zwischen Schilddrüse und Ausbildung der bleibenden Rectusinsertion, weil es mir zuweilen den Eindruck machte, als werde die Schilddrüse von den Sehnenfasern des Muskels derart durchsetzt, dass sie jederseits in zwei Hälften getheilt würde. Doch sah ich bei genauer Durchmusterung der Serien, dass es nur einzelne Fasern waren, welche durch die Drüsenmasse hindurchtraten. Auch sah ich später niemals zwei von einander getrennte acinös gebaute Knötchen der Schilddrüse auf jeder Seite. Die Frage schien mir wichtig wegen der Bildung des großen lymphoiden Körpers, der seither als die Schilddrüse des Frosches aufgefasst wurde. Ich war der Ansicht, dass die Schilddrüsenhälfte jederseits durch den Rectus in zwei Theile zerlegt würde, von welchen die eine ihren acinösen Bau beibehält und medial von der Rectusinsertion liege, die andere lymphoid degenerire und lateral von der Insertion des Rectus gelagert sei. Die sogenannte lymphoide Degeneration der Schilddrüse ist ja bekanntlich bei höheren Wirbelthieren nichts Seltenes, wenn auch nicht normal. Es ist aber nicht widersinnig, dass sie bei gewissen Thieren nicht auch zur Regel werden sollte, zumal ein Theil des Organs noch als Colloid enthaltendes Gebilde bestehen bliebe.

Gegen diese Annahmen spricht nun Folgendes: Erstens sieht man niemals, dass die Schilddrüse auf jeder Seite sich in zwei Knötchen theilte. Ferner besitzt die spätere acinöse Schilddrüse stets eine Größe, die durchaus relativ gleich ist derjenigen des Organs bei Kaulquappen. Wenn sich die Hälfte des Organs abspalten würde und in anderes Gewebe überginge, so müsste doch wenigstens eine kurze Zeit nach dieser Theilung die acinöse Drüse kleiner sein, als die vorher ungetheilte: dies ist niemals der Fall. Endlich ist als Hauptgrund gegen die Abstammung des großen lymphoiden Gebildes von der Schilddrüse die Thatsache anzuführen, dass bei andern Anuren (*Bufo*, *Hyla*, *Bombinator*) das lymphoide Gebilde, welches genau eben so wie das von *Rana* gebaut ist, viel weiter hinten und an

einer von der Schilddrüse so entfernten Stelle liegt, dass seine Abstammung von letzterer vollständig ausgeschlossen ist. Diese Gründe schickte ich voraus, weil die Bildung der fraglichen Körper bei *Rana* sehr schwierig festzustellen war. Es ist besonders ein Faktor, der auf den ersten Blick die zunächst liegende Bildung aus den Kiemenresten fraglich machte: Dies ist seine spätere Lagerung unter dem lateralen Rande des Rectus, medial und ventral vom Hypoglossusstamm. Verfolgt man indessen die Art und Weise der Rückbildung der Kiemenhöhle mit den Kiemen, so wird diese Lagerung bei *Rana* verständlich. Ich beziehe mich dabei auf Taf. XII Fig. 15 und 16. Fig. 15 stellt einen Querschnitt durch den hinteren Kopftheil einer Kaulquappe dar, bei welcher die vorderen Extremitäten bereits frei geworden sind. Die Metamorphose ist also gerade im Beginnen. Das Bild ist nicht aus einer Serie kombinirt, sondern stellt einen einzelnen Schnitt dar. Die Knorpel der Kiemenbogen sind noch nicht in Rückbildung begriffen. Unter dem Körper des Zungenbeins liegt die paarige acinös gebaute Schilddrüse (*t*).

Unter der Schilddrüse verläuft rechts im Bogen die zweite Kiemenarterie (*a.b*<sub>2</sub>), links ist dieselbe zweimal im Schrägschnitt getroffen. Gerade darunter, links unter dem Knorpel des zweiten Kiemenbogens (*k*<sub>2</sub>) liegt jederseits der erste kleine Epithelkörper, welcher der dritten Schlundspalte entspricht. Die Carotidendrüse liegt vier bis sechs Schnitte weiter vorn. Was die Kiemenhöhle betrifft, so sieht man auf der rechten Seite vom großen Mundhöhlenlumen (*i*) eine Spalte herabgehen, welche in die äußere Kiemenhöhle (*c.b*) sich erweitert. In letzterer erkennt man die Kiemenbüschel (*i.k*) unregelmäßig durchschnitten. Diese Seite trifft die Theile etwas weiter vorn als die linke. Die von der Mundhöhle abgehende Spalte findet sich zwischen Zungenbein und erstem wahren Kiemenbogen. Zwischen dem ersten und zweiten, zwischen dem zweiten und dritten und zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen finden sich die von Boas beschriebenen Filtrirapparate, welche durch Schleimhautfalten vom Lumen der Mundhöhle getrennt sind und nur durch einen Schlitz mit demselben in Verbindung stehen. Der vor dem Schlitz gelegene Raum, welcher einen Theil der »inneren Kiemenhöhle« GÜTTE's darstellt, ist auf beiden Seiten im Querschnitt getroffen. Derselbe communicirt weiter hinten sowohl mit der äußeren Kiemenhöhle, als auch mit der Mundhöhle. Die Kiemenbüschel zeigen schon eine Veränderung derart, dass die sie überziehenden Epithelzellen kubisch geworden sind. Das darunter liegende Bindegewebe ist bereits von lymphoiden Zellen



durchsetzt; die Blutgefäße sind schwächer geworden. Auf der linken Seite zeigt sich an dem medialen Ende der Kiemenhöhle eine beträchtliche Verdickung des Epithels (*e.k.*). Zwischen den Epithelzellen lagern ebenfalls zahlreiche kleine Rundzellen. Rechts tritt die gleiche Verdickung etwas weiter hinten in der Serie auf. Vom Musc. sternohyoideus sieht man in diesem Schnitt noch nichts, er hört bereits weiter hinten auf. Seine Insertion findet sich am dritten Kiemenbogen. In seinem vorderen Verlauf liegt er dem Perikard seitlich an, so dass die Kiemenhöhle gerade lateral von ihm liegt. Zwischen dem Musc. sternohyoideus und der Kiemenhöhle verläuft die Vena jugularis (*v.j.e.*) und der Hypoglossusstamm (*n.h.*). Beide letztere Gebilde sind auch auf Fig. 15 vorhanden, liegen gerade dorsal von der medialen Verdickung der Kiemenhöhlenschleimhaut.

Zur Schilderung der weiteren Umwandlungen verweise ich auf Fig. 16. Dieselbe stammt von einer *Rana esculenta*, die gerade den Schwanz verloren hat, und ist aus einer Serie kombiniert, um alle uns interessierenden Theile auf einem Bilde zu geben. Die beiden Hälften der Schilddrüse sind durch die Ausbildung des Musc. hyoglossus (*h.g.*) etwas aus einander gedrängt worden. Sie liegen unter den hinteren Zungenbeinhörnern (*c.p.b.*) zwischen Musc. hyoglossus und der Insertion des M. sternohyoideus (*st.h.*). Der letztere Muskel ist sehr breit geworden, und deckt mit seinem lateralen Rand von der ventralen Seite betrachtet die Reste der Kiemenhöhle. Die Kiemenhöhle ist bis auf einen engen Kanal, welcher dem gleichen, zwischen Zungenbeinbogen und erstem Kiemenbogen der vorigen Figur entspricht, obliterirt. Die Masse der Kiemen (*K*) ist zusammengeschmolzen und besteht aus einem ganz atypischen Gewebe. Es finden sich vorwiegend Rundzellen darin, indessen sieht man auch zahlreiche größere Elemente, die nur als direkte Abkömmlinge der Kiemenepithelzellen gedeutet werden können. In den hinteren Partien erkennt man die früheren Kiemenbüschel noch in Gestalt eines, inmitten der infiltrirten Gewebsmasse gelegenen, streifigen Knötchens (bei *m*), in dessen Innerem zahlreiche Chromatophoren angehäuft sind. Dasselbe liegt der ventralen Circumferenz der Kiemenarterien fest an. Nach vorn und ventralwärts setzt sich die obliterirte Kiemenhöhle fort als ein aus infiltrirtem Gewebe bestehender Strang (*v*). Auf der linken Seite erstreckt sich ein solider Gewebszapfen von den Kiemenresten abwärts gegen *l* hin. Mit *l* ist eines jener lymphoiden Knötchen bezeichnet, welche sich bei Kaulquappen an der inneren Fläche des Kiemendeckels finden. Nach Fig. 15 lassen sich

die Beziehungen dieser Theile leicht übersehen. Die Epithelkörperchen (*e*), deren jederseits zwei vorhanden sind, werden von der obliterirenden Kiemenhöhle von hinten her umzogen. Sie sind in die Masse der Kiemenreste hinein gezeichnet, liegen aber an ihrem Platze gerade vor diesem soliden Schlauche. Ihrer Lage nach haben sie sich in so fern etwas geändert, als sie in Folge der Rückbildung der knorpeligen Kiemenbogen etwas näher zusammen gerückt sind.

Die Carotidendrüse ist stark entwickelt. Dorsal vom Zungenbein liegt weiter hinten, neben dem Kehlkopfeingang, jederseits der postbranchiale Körper (*p*), welcher aus einem buchtigen Epithelbläschen besteht, dessen bindegewebige Kapsel mit reichlichen lymphoiden Zellen infiltrirt ist. Er ist von der Schilddrüse durch die hinteren Zungenbeinhörner getrennt. Außer allen diesen Theilen findet sich noch die Thymus auf dem Schnitte (*th*). Auf dieselbe werde ich später zurückkommen.

Im folgenden Stadium (Fig. 17) sind die Theile von einem Fröschen abgebildet, welches seit etwa vier Wochen die Metamorphose überstanden hat. Schilddrüse, Carotidendrüse, Epithelkörper und die postbranchialen Gebilde haben sich nicht weiter verändert, während die Rückbildung der Kiemen weiter gegangen ist. Die starke Infiltration mit Rundzellen ist verschwunden, der Kanal, welcher von der Mundhöhle in die Kiemenhöhle führte zwischen Zungenbein- und erstem Kiemenbogen, ist vollkommen obliterirt. An der Stelle, wo die verschmolzene Masse der Kiemenbüschel lag, findet sich nur ein Komplex blasser Zellen, welche in Rückbildung begriffen sind. Inmitten dieser Zellen sieht man zuweilen kleine follikelartige Wucherungen von lymphoiden Zellen, welche beim Frosch in der Regel rasch verschwinden. Sie können aber auch länger bestehen bleiben und sind dann als mittlere Kiemenreste zu bezeichnen (*m*). Der vordere Abschnitt der obliterirenden Kiemenhöhle, der zugleich am meisten ventral und medial liegt, zeigt beim Frosch speciell eine sehr mächtige Wucherung lymphoider Zellen und der daraus entstehende Körper stellt die als seitherige Schilddrüse des Frosches bezeichnete Bildung dar. Ihrer Entwicklung nach muss ich sie als ventrale Kiemenreste (*K*) bezeichnen. Die Figur wurde bereits oben beschrieben und bot den Ausgangspunkt der vorliegenden Schilderungen.

Bei *Bufo*, *Hyla* und *Bombinator* finden sich die erstgenannten Theile, acinöse Schilddrüse, postbranchiale Körper und Epithelkörper

in ganz gleicher Weise: bloß die Kiemenreste sind anders gelagert. Während die Obliteration der Kiemenhöhle genau wie bei *Rana* sich einstellt, bildet sich später nicht in dem vorderen Theil dieser Gewebsmasse eine mächtige Wucherung aus, sondern weiter hinten (vgl. Fig. 16 rechts *m*). Beim Frosch entwickelten sich bei *m* nur kleine, als mittlere Kiemenreste bezeichnete Knötchen, während der Schwerpunkt der Wucherung vorn bei *v* lag. Bei *Bufo* bildet sich bei *m* ein genau eben so gebautes Organ wie bei *Rana* an der Stelle *v*. In Folge dessen ist die Lage dieses Gebildes bei *Bufo* viel weiter entfernt von der Schilddrüse, es liegt weiter hinten und liegt ferner lateral von den Epithelkörpern. Bei *Hyla viridis* und *Bombinator igneus* finde ich die Kiemenreste eben so gelagert wie bei *Bufo*, woraus wohl auf eine gleiche Entstehung geschlossen werden darf.

Wenn ich beim Frosch von vorderen (ventralen) und mittleren Kiemenresten sprach, so liegt darin schon, dass auch hintere oder dorsale Reste sich finden und in der That treten solche zur Zeit der Metamorphose auf, um sich indessen nicht lange zu erhalten. Diese Gebilde werden zweckmäßiger mit der Thymus behandelt.

Die Thymus der Anuren: Das später als Thymus bestehende bleibende Organ fand ich in seiner Entwicklung eben so wie es MEURON geschildert hat, indessen trifft man neben der eigentlichen Thymus noch andere Bildungen, welche jedenfalls eine ähnliche Bedeutung haben, wenn sie auch noch mehr hinfälliger Natur sind. Die bleibende Thymus entsteht als eine solide Epithelknospe, welche sich von der dorsalen Schlundwand, entsprechend der zweiten Kiemenspalte dorsalwärts erstreckt, zwischen Zungenbein- und späterem ersten wahren Kiemenbogen. Sie lagert gerade vor dem Gehörbläschen. Sie findet sich bei Larven von 6 mm Länge, welche seit sechs Tagen das Ei verlassen haben. Zur gleichen Zeit entwickelt sich aber auch an der ersten Kiemenspalte zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen eine entsprechende schwächere Knospe. Bei Larven von 12 mm Länge, bei welchen die ersten äußeren Kiemen ihre stärkste Ausbildung zeigen, ist die Knospe der ersten Kiemenspalte ganz rückgebildet, während die der zweiten Spalte sich gerade von ihrem Mutterboden abgeschnürt hat. An den drei hinteren Kiemenpalten zeigen sich zu dieser frühen Zeit keine ähnlichen Knospen. Wohl aber treten später gegen Ende der Larvenperiode an der dorsalen Wand der äußeren Kiemenhöhle Epithelwucherungen auf, welche von lymphoiden Zellen durchsetzt sind. Dieselben bleiben nach der



Metamorphose bestehen und lagern nach Obliteration der Kiemenhöhle selbständig unter der Haut des Halses.

Die erste Knospe liegt bei ihrer Entstehung der ventralen Fläche des Ganglion des Trigeminus an, die zweite dem Ganglion des Facialis. Die erste Knospe liegt direkt hinter dem Bulbus oculi, die zweite direkt vor dem Gehörbläschen. Dorsal von der zweiten Knospe liegt der Querschnitt der Vena jugularis, während ventral von der Thymusanlage die Vene des ersten Kiemenbogens medialwärts verläuft, um nach hinten umbiegend sich an der Bildung der Aorta zu beteiligen.

Bei Larven von 7 mm Länge, welchen die Fig. 15 Taf. XII entspricht, hängen beide Knospen noch durch einen dünnen Epithelstiel mit ihrem Mutterboden zusammen. Die beiden Seiten der Fig. 15 sind aus verschiedenen Schnitten entnommen, derart, dass die rechte Seite einen weiter vorn gelegenen Schnitt darstellt. Sie entspricht der Spalte zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen. Der Bulbus oculi ist in seinem hintersten Theile noch getroffen (*b.o.*). Medial davon liegt die mächtige Masse des Ganglion trigemini und diesem lagert ventral die erste Thymusknospe (*th<sub>1</sub>*) an. Dieselbe hängt noch durch einen dünnen Epithelstiel mit der dorsalen Schlundwand zusammen. Auf der linken Seite ist der erste Kiemenbogen durchschnitten. Hier zeigt sich die dorsale zweite Thymusknospe (*th<sub>2</sub>*) ebenfalls mit dem Schlundepithel in Zusammenhang. Sie ist aber von dem Ganglion des Facialis (*g.f.*) weit lateralwärts abgerückt. Es ist dies bedingt durch die seitliche Entwicklung des ersten Kiemenbogens, wodurch der ganze Schlund-Kiemenhöhlenquerschnitt bekanntlich sehr in die Breite gezogen wird. Die Lagerung dieser Knospe zwischen Jugularvene (*v.j.*) und erster Kiemenvene (*v.b<sub>1</sub>*) ist noch zu erkennen. Das Gehörbläschen folgt erst zwei bis drei Schnitte hinter der Thymusknospe der linken Seite der Figur. Es liegt gerade dorsal davon. Die Schilddrüsenanlage (*t.*), welche zur linken Seite der Zeichnung gehört, zeigt sich vom Mutterboden abgeschnürt und besitzt bereits eine mediane Einschnürung.

Die beiden Thymusknospen schnüren sich sehr rasch nun von der dorsalen Schlundwand ab. Bei Larven von 11 mm Länge erkennt man die erste noch jederseits als ganz kleines, dem Ganglion Gasseri anhaftendes Knötchen, dessen Zellen von derjenigen des Ganglions leicht durch den Mangel an Pigment zu unterscheiden sind. Die zweite Knospe ist noch vor dem Gehörbläschen anzutreffen. Aber schon bei Larven von 8 mm Länge ist das Körperchen, welches

aus der ersten Knospe hervorging, ganz rückgebildet, so dass keine Spur mehr davon nachzuweisen ist. Die Thymus, welche aus der zweiten Knospe sich bildete, ist etwas nach hinten gerückt und liegt dem vorderen Theile des Gehörbläschens ventral an (Taf. XI Fig. 13 *th*). Zu der Vena jugularis und der ersten Kiemenvene steht es noch in der früheren Beziehung, indem es zwischen diesen beiden Gefäßen lagert. Die Vene des ersten Kiemenbogens (*rb*<sub>1</sub>) ist getroffen: die Vena jugularis findet man in weiter lateral gelegenen Schnitten.

Während des späteren Larvenlebens wird die Thymus etwas ventralwärts verschoben durch die mächtige Volumsentfaltung des Ohrlabryntes. Sie liegt kurz vor der Metamorphose nicht mehr dorsal vom Schlund, sondern lateral von demselben (vgl. Fig. 16 und 17). Mit der Ausbildung der Paukenhöhle rückt sie etwas weiter nach hinten und findet sich dann an dem ihr auch später zukommenden Platz.

Die histologische Differenzirung beginnt direkt nach der Abschnürung der Thymusknospe. So lange die Knospe noch durch einen Stiel mit ihrem Mutterboden, dem Schlundepithel zusammenhängt, besteht sie aus ganz gleichartigen Zellen, welche epithelialen Charakter zeigen. Sie haben in dem kolbigen Ende der Knospe meist rundliche Kerne, während sie im Stiel länglich oval sind. Die Zellen des Stiels gehen direkt in die Epithelzellen der Schlundwand über. Bei Larven von 13 mm Länge hat sich die Thymus gerade abgeschnürt. Sie stellt ein eirundes Körperchen von 0,04 mm Durchmesser dar. Dasselbe ist kompakt und aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt. Letztere besitzen rundliche Kerne, welche sich sehr intensiv färben. Nach der Entwicklung des Gebildes stellen die Zellen, welche es zusammensetzen, unzweifelhaft Epithelzellen dar. Dieser Zustand des Organes ist ein sehr rasch vorübergehender. Etwa acht Tage später, bei Kaulquappen von 14,5 mm Länge erkennt man, dass von der äußeren bindegewebigen Hülle, welche sich um das epitheliale Knötchen gebildet hat, einige Zellen in das Innere der Thymusanlage eindringen und zwischen den Epithelzellen der ersten Anlage als verästelte Elemente zu konstatiren sind. Sie hängen an vielen Stellen mit den Bindegewebszellen der Kapsel direkt zusammen.

Bei Larven von 17 mm Länge, neun Tage später, hat die eiförmige Thymus eine leicht höckerige Oberfläche und zeigt auf Schnitten eine getrennte Mark- und Rindensubstanz (Taf. XII Fig. 20 *R* und *M*). Sie besitzt einen Durchmesser von 0,05 mm. Von der Kapsel des

Organes dringen verästelte Bindegewebszellen ins Innere, welche mit ihren Fortsätzen ein Netzwerk bilden. Dasselbe durchsetzt gleichmäßig das ganze Organ. Zugleich dringen von der Kapsel her bereits mächtige Blutgefäße ins Innere ein. Diese verästeln sich in einer intermediären Zone, welche die Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz bildet. Von den großen Ästen dringen kleine Zweige nach außen in die Rindensubstanz des Gebildes ein. Die Rinden- und Marksubstanz verhalten sich in folgender Weise verschieden: Die Marksubstanz ist blass gefärbt, besteht aus großen Zellen mit deutlichen Plasmakörpern und ovalen Kernen. Diese großen Zellen sind zwischen die verästelten Bindegewebszellen, welche wie erwähnt, von der Kapsel her das ganze Organ durchsetzen, eingelagert. Die Rindensubstanz ist sehr dunkel gefärbt. In ihr finden sich zwischen den letzt erwähnten Bindegewebszellen Massen von kleinen Rundzellen, welche sich sehr intensiv färben. Dazwischen trifft man nur wenige große blasser gefärbte Zellen, welche genau den Elementen der Marksubstanz gleichen (Fig. 20). Der Bau der Rindenschicht ist übrigens ein gleichartiger, Follikelbildungen finden sich nicht.

Bezieht man dieses Bild auf das vorhergehende Stadium, so hat man es hier mit zweierlei Zellen zu thun, welche zwischen die Bindegewebszellen eingelagert sind, und es fragt sich, wie dieselben sich zu den früheren gleichartigen Epithelzellen der Anlage verhalten. Die Deutung wird durch die Anordnung der Zellen und durch ihre Lagebeziehung zu den Blutgefäßen vereinfacht. Es wurde schon erwähnt, dass die Gefäße sich in einer intermediären Zone vertheilen und von da in die Rindensubstanz Zweige abgeben. In Folge dessen findet auch in der Rindenschicht die stärkste Zellwucherung statt. Die Zellen des Marks gleichen in ihrem Aussehen vollkommen den Epithelzellen der ersten Anlage, während die Genese der kleinen Rundzellen der Rindenschicht eine doppelte Deutung gestattet. Sie können nämlich eben so gut durch Theilung aus den Epithelzellen hervorgehen, als auch mesodermaler Herkunft, d. h. mit den Gefäßen hineingewuchert sein. Ich neige zu letzterer Annahme, da es mir nicht möglich war, neben den kleinen Rundzellen und den spärlichen dazwischen liegenden Epithelzellen der Rinde Theilungsfiguren oder sonstige Übergangsformen zu entdecken. Beide Zellformen lagern scharf unterscheidbar neben einander zwischen den verästelten Bindegewebszellen, welche das ganze Organ durchsetzen. Die kleinen Rundzellen überwiegen an Zahl gegen die Epithelzellen bedeutend.



Die Trennung einer Rinden- und Markschiebt ist nur ganz kurze Zeit möglich. Schon bei Kaulquappen von 20—25 mm Länge (zehn Tage älter als das letzte Stadium) hat die Thymus wieder durchaus gleichartigen Bau. Die kleinen Rundzellen bilden nicht mehr bloß eine Rindenschicht, sondern haben sich ungemein vermehrt und erfüllen das ganze Organ bis zum Centrum. Die großen, blasser gefärbten Epithelzellen, die früher im Mark dicht zusammenlagen und in der Rinde nur in geringer Zahl zu treffen waren, sind nicht verschwunden, sondern nur durch die Rundzellen aus einander gedrängt. Sie finden sich im ganzen Organ vertheilt, treten aber an Zahl gegen die kleinen Rundzellen sehr zurück. Im Centrum des Organes finden sie sich immer noch zahlreicher, als nahe der Oberfläche. Diese beiden Formen von Zellen liegen in den Maschen eines reticulären Gewebes, welches sich aus den früher erwähnten verästelten Bindegewebszellen konsolidirt hat. Diesen gleichartigen Bau behält die Thymus während des ganzen Larvenstadiums und noch weit darüber hinaus. Follikelbildungen treten erst viel später auf. Die Blutgefäße durchsetzen in feinem Maschenwerk das ganze Organ gleichmäßig.

Während die kleinen Rundzellen, welche die Hauptmasse des Thymusparenchyms bilden, unverändert bleiben, treten an den größeren blassen Zellen, die als Derivate der epithelialen Anlage gedeutet wurden, Veränderungen verschiedener Art auf.

Bei Kaulquappen von 25 mm Länge besitzen die Epithelzellen der Thymus einen ovalen Kern, der sich blass färbt und deutliche Struktur erkennen lässt. Der Plasmakörper ist relativ groß, zeigt scharfe Grenze und sein Inhalt ist feinkörnig, granulirt. Bei älteren Larven treten in einigen dieser Zellen charakteristische Veränderungen auf. Der Zellkörper wird größer, rundlich oder unregelmäßig polygonal und es tritt eine feine concentrische Streifung darin auf. Der central gelegene Kern ist oval und färbt sich eben so blass wie früher. Dann nehmen diese Zellen einen sehr eigenthümlichen Glanz an, wodurch sie im Gesichtsfeld bei gewissen Einstellungen aufleuchten. Diese Veränderung stellt sich ganz allmählich ein und man kann sie schon bei Kaulquappen nachweisen. Es gehen nicht alle Epithelzellen diese Umwandlung ein, sondern bei Kaulquappen finden sich noch viel mehr unveränderte Epithelzellen vor. Es zeigen sich aber schon viele Zellen, welche, im Beginn jener Umänderung stehend, den Übergang der großen glänzenden Zellen aus den Epithelzellen klar darthun.

In Fig. 21 versuche ich die Elemente der Thymus wiederzugeben. *a* und *b* stellt die Epithelzellen dar, welche in geringer Anzahl zwischen den lymphoiden Zellen sich im ganzen Organ zerstreut finden.

*a* ist einer Larve von *Rana esculenta* (20 mm lang) entnommen. Es sind rechts zwei rothe Blutkörperchen zur Beurtheilung der Größe und zum Unterschied von den Epithelzellen beigegefügt. *b* stammt von einer 25 mm langen Larve von *Rana temporaria* und hier sind zugleich einige lymphoide Thymuszellen zum Vergleich hinzu gezeichnet.

*c* und *d* zeigt die Thymuszellen von zwei *Ranae esculentae*, *c* während der Metamorphose, *d* direkt nach Schwanzverlust. Besonders bei *d* sieht man, wie neben unveränderten Epithelzellen, welche den feinkörnigen Inhalt zeigen, schon größere Zellen mit fein konzentrischer Streifung auftreten. *e* stellt die Thymuselemente einer *Rana esculenta* von 2,3 cm Länge dar, welche seit drei Monaten etwa die Metamorphose überstanden hat. *f*, *g* und *h* sind verwachsenen *Ranae esculentae* und *temporariae* entnommen. Es zeigen sich hin und wieder in den mächtigen Zellen zwei Kerne, ferner treten Vacuolen darin auf. Alle diese Figuren sind aus Thymus entnommen, welche noch keine stärkere Rückbildungserscheinungen zeigen. Bei dem Frosch von 2,3 cm Länge war das Organ am mächtigsten, bei größeren von 5—7 cm Länge hatte es schon an Größe abgenommen, zeigt aber auf Schnitten noch gleichartigen Bau, wie oben geschildert. Die Metamorphose hat auf das histologische Verhalten der Thymus keinen Einfluss.

Die geschilderte Umwandlung der Epithelzellen, welche sich allmählich vollzieht, bei jungen Larven beginnt und bei Fröschen von 5 cm Länge ihren Höhepunkt erreicht, ist nicht die einzige Veränderung, welcher die Epithelzellen der Thymus unterliegen. Vielmehr trifft man in dem Organe halbwüchsiger und alter Frösche sehr häufig Cysten inmitten des gleichartigen Gewebes in regelloser Anordnung und von verschiedener Größe. Die Wandung derselben besteht in der Regel aus Cylinderepithel. In Fig. 21*h* findet sich dies dargestellt. Die Bildung solcher Cysten ist leicht zu verfolgen. Es lagern nämlich bei kleinen Fröschen die Epithelzellen theils vereinzelt, theils in Gruppen von wenigen Zellen vereinigt zwischen den lymphoiden Rundzellen. In solchen Zellgruppen erkennt man häufig die Bildung eines feinen Lumens, wodurch die umliegenden Zellen wieder einen vollkommen epithelialen

Charakter annehmen. Es zeigt sich das bei kleinen und bei halbwüchsigen Fröschen bis zu 5 cm Körperlänge. Bei älteren Fröschen (7—8 cm lang) sind dagegen die meisten Epithelzellen entweder unverändert oder in Form der großen glänzenden Elemente ganz isolirt und es zeigen sich nur sehr wenige, aber mit deutlichem Lumen versehene Cysten, welche von schönem Cylinderepithel ausgekleidet und mit Flüssigkeit gefüllt sind. Ich schließe aus diesen Thatsachen, dass an vielen Stellen, wo sich in früherer Zeit Gruppen von Epithelzellen inmitten der Thymus finden, diese Gruppen von zwischen einwuchernden lymphoiden Zellen gesprengt werden und dadurch die Cystenbildung an vielen Punkten verhindert wird, nur an wenigen Stellen zur Ausbildung kommt. Zuweilen, ich fand dies bei mehreren halbwüchsigen Fröschen von etwa 5 cm Körperlänge, ist die Thymus ganz gleichmäßig von sehr zahlreichen solchen großen glänzenden Zellen durchsetzt, und dieselben überwiegen oft bedeutend an Menge gegen die kleinen Rundzellen. Sie sind dann auch scheinbar in größeren Komplexen angeordnet. Bei starker Vergrößerung erkennt man aber, dass jede dieser mächtigen Zellen eine eigene bindegewebige Hülle hat, wenn auch die zwischen zwei benachbarten Zellen befindlichen Faserzüge oft sehr feiner Natur sind. Daneben fand ich indessen, wenn auch selten, wirkliche konzentrische Körper, welche von diesen Zellen gebildet wurden. In Bezug auf die großen Zellen komme ich in Widerspruch mit AFFANASSIEW, welcher diese Gebilde auch beobachtet hat, sie indessen als veränderte Blutkörperchen deutet. Hierzu muss ich zunächst bemerken, dass AFFANASSIEW die epitheliale Anlage der Thymus noch nicht kannte. Ferner hat AFFANASSIEW diese Zellen bei Larven und jungen Fröschen nicht gesehen. Und doch sind solche Gebilde bei Kaulquappen schon leicht zu finden (Fig. 21 c,d). Bei diesen finden sich allerdings noch viel zahlreicher unveränderte Epithelzellen zwischen den lymphoiden Elementen zerstreut. Man kann leicht nachweisen, dass mit der Zunahme der großen konzentrisch gestreiften Zellen die Zahl der unveränderten Epithelzellen abnimmt. Ferner sehen die großen Zellen niemals Blutkörperchen ähnlich, auch war ich niemals im Stande, Übergangsformen von Blutkörperchen zu den genannten Zellen nachzuweisen. Dagegen fiel es mir sehr leicht, den Übergang der Epithelzellen in diese großen Zellen nachzuweisen. Ich verweise nochmals auf Fig. 21, wo zugleich rothe Blutkörperchen zum Vergleich zugefügt sind. Ferner ist auffallend, dass AFFANASSIEW auch bei Säugethieren, z. B. beim Igel, ähnliche große



Zellen in der Thymus und Winterschlagdrüsen nachgewiesen hat. Dort können dieselben doch unmöglich aus rothen Blutkörperchen hervorgehen, da letztere kernlos sind. Es ist mir außerdem kein Fall bekannt, dass rothe Blutkörperchen, wenn sie durch Diapedese oder Gefäßruptur frei ins Gewebe gelangen, lange Zeit unverändert oder in der geschilderten Weise modificirt abgelagert bleiben, sie gehen in solchem Falle doch stets rasch zu Grunde, indem sie pigmentirte Reste hinterlassen. Die geschilderten Thymuselemente finden sich beim Frosch stets nur in diesem Organe. AFFANASSIEW schildert die Rückbildung der Thymus ausgehend von Veränderungen an den Blutgefäßen, welche Durchtritt von Blutkörperchen ins Gewebe ermöglichen. Indessen treten, wie ich oben schilderte, die großen Zellen schon in sehr früher Zeit auf, wo von Rückbildungsvorgängen in der Thymus noch nichts zu sehen ist, auch die Blutgefäße sind dann noch vollkommen intakt. Veränderungen höheren Grades treten bei Fröschen und Kröten erst sehr spät an der Thymus auf. Dann finden sich allerdings auch Blutungen. Aber die Blutkörperchen verhalten sich genau wie in allen pathologischen Blutergüssen, d. h. das mit Blut durchsetzte Gewebe zerfällt sehr rasch und lässt im Inneren der Thymus Höhlen entstehen, welche mit feinkörnigem Detritus und Pigment erfüllt sind. Die Blutergüsse schließen sich selbstverständlich stets an vorhergehende Destruktionen des Thymusgewebes an, und zwar vollziehen sich diese Veränderungen auch sehr häufig, ohne dass Blutextravasate jemals hinzutreten. Im späteren Alter behält die Thymus nicht das gleichartige Aussehen auf Schnitten, sondern es kommt wiederum zu einer Trennung von Mark- und Rindensubstanz. Das ganze Gebilde verkleinert sich und bekommt eine sehr stark höckerige Oberfläche. Auf Schnitten erkennt man, dass die Rindenschicht dargestellt wird von einer Anzahl von Follikeln, während im Mark ein zellenarmes Bindegewebe die Hauptmasse bildet. In letzterem finden sich auch mehrere kleinere oder eine große Erweichungshöhle, welche mit feinkörnigem Detritus erfüllt sind. Die Follikel gleichen vollkommen den gleichgenannten Gebilden in den Lymphdrüsen höherer Thiere. Sie haben eiförmige Gestalt und bestehen aus einem feinen Reticulum, in dessen Maschen zahlreiche Rundzellen eingelagert sind. Das zellenarme Bindegewebe des Marks, das zwischen den einzelnen Follikeln auch die Oberfläche des Organs erreicht, besteht aus faserigem Bindegewebe und es finden sich in ganz geringer Anzahl die großen stark glänzenden Zellen darin zerstreut. Dieselben fehlen in den

Follikeln. Die Lymphscheiden der Blutgefäße sind häufig strotzend mit Rundzellen erfüllt. Bei *Rana* fand ich in diesem späten Stadium niemals mehr Cysten, welche von Epithel ausgekleidet waren, in der Thymus: es waren als Reste der epithelialen Anlage nur noch die großen konzentrisch gestreiften Zellen vorhanden. Bei *Bufo vulgaris* und *variabilis* hingegen fanden sich auch in ganz rückgebildeten Thymus noch größere und kleinere Cysten, welche von hohem Cylinderepithel ausgekleidet waren. In dem weiten Lumen fand sich meist Flüssigkeit. In einem Falle zeigte sich bei *Bufo vulgaris* im Centrum des Organes eine große Höhle, deren Wand von unregelmäßigen Epithelzellen ausgekleidet war und dessen Inneres mit pigmentirten Schollen und feinkörnigem Detritus erfüllt war.

Wenn ich das histologische Verhalten der Thymus bei Fröschchen von Anfang bis zu Ende nochmals kurz rekapitulire und mit den früher geschilderten Befunden bei Knochenfischen in Einklang zu bringen suche, so findet sich zunächst auch hier eine epitheliale Anlage. Diese schnürt sich indessen sehr frühzeitig von ihrem Mutterboden ab und wird von mesodermalen Elementen durchsetzt. Letztere bilden zuerst in Form von verästelten Zellen ein gleichmäßiges Netzwerk, in dessen Maschen die Epithelzellen eingelagert sind. Sehr bald treten neben den Epithelzellen kleine Rundzellen auf, welche von der Kapsel her eindringend, zunächst eine Rindenschicht bilden (Kaulquappen von 17 mm Länge). Indem die Rundzellen dann gegen das Centrum weiter vordringen, erhält die Thymus wieder ein ganz gleichartiges Aussehen (Larven von 20–25 mm Länge). Sie besitzt glatte Oberfläche, ist umgeben von einer zarten bindegewebigen Kapsel, von welcher sich ein feinmaschiges Reticulum ins Innere erstreckt. In die Maschen des letzteren sind stets zweierlei Elemente eingelagert: erstens in großer Menge kleine Rundzellen, ferner regellos dazwischen vertheilt größere Zellen mit ovalen Kernen, deutlichem, fein granulirtem Plasmakörper, die ich in Hinblick auf die Entwicklung des Gebildes als die Epithelzellen der ersten Anlage auffasse.

In diesem Bilde unterscheidet sich die Batrachierthymus von der Teleostierthymus in so fern, als den lymphoiden Rundzellen schon in viel früherer Zeit eine wichtige Rolle in der Zusammensetzung der Thymus zukommt, als bei Teleostiern. Es hat dies vielleicht darin seinen Grund, dass die Thymus der Knochenfische viel länger mit ihrem epithelialen Mutterboden in direkter Verbindung bleibt und dadurch viel länger epitheliales Bildungsmaterial zur Ver-

fügung behält. Die Epithelzellen bleiben aber bei Fröschen stets noch zum größten Theile unverändert während der ersten Larvenzeit erhalten.

Den gleichartigen kurz geschilderten Bau behält die Thymus der Frösche während des Larvenlebens und eben so nach der Metamorphose lange Zeit. Es tritt nur in so fern eine Veränderung auf, als die Epithelzellen modificirt werden. Einestheils gehen sie in große glänzende Zellen über, deren Körper eine concentrische Streifung zeigen, anderentheils formiren sie Cysten, welche mit Cylinder-epithel ausgekleidet sind.

Zur Bildung concentrischer Körper kommt es in der Frosch-thymus sehr selten und spät, wann Rückbildungserscheinungen auftreten. Letztere zeigen sich erst im höheren Alter, bei Fröschen von 7—8 cm Körperlänge. Die Gefäßscheiden werden mit kleinen Rundzellen infiltrirt, während das Thymusgewebe an vielen Stellen, besonders im Centrum, zu zerfallen beginnt, d. h. die Zellen verlieren ihre Tinktionsfähigkeit und lösen sich in molekulären Detritus auf. Es kommt damit zugleich zur Einschmelzung des reticulären Gewebes, wodurch pathologische Hohlräume im Inneren des Organes entstehen. Nur in der Rindensubstanz erhält sich ein lymphatisches produktives Gewebe, welches in Form von lymphatischen Knötchen (Follikeln) zeitlebens bestehen bleibt. Einen Zerfall der Kerne bei den Rundzellen (Leukocyten) der Thymus, wie ich ihn bei Teleostiern beschrieben habe, konnte ich bei Batrachiern nicht finden. Es mag dies allerdings seinen Grund in der Lagerung des Organes haben. Bei Knochenfischen hing es mit dem Epithel der Kiemenhöhle zusammen und konnte dort ein Durchtritt der feinsten Partikel bis zur freien Oberfläche nachgewiesen werden. Hier ist Derartiges unmöglich, da das Organ in die Tiefe gerückt ist.

Neben diesem Gebilde, welches als eigentliche Thymus aufgefasst werden muss, erscheinen, wie oben erwähnt, noch andere Bildungen, die von der Thymus indessen scharf zu trennen sind. Es ist auf den ersten Blick auffallend, dass nur die zweite Kiemenpalte das Material für das Organ liefert. Es wurde schon oben erwähnt, dass an der ersten Schlundspalte zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen bei kleinen Larven eine ähnliche Knospe sich bildet, diese aber kurz nach der Abschnürung gänzlich rückgebildet wird und verschwindet. An den drei hinteren Spaltenpaaren nun entstehen in früher Larvenperiode keine Epithelknospen, welche der wahren Thymusknospe für gleichwerthig erklärt werden dürfen. Da-



gegen bildet sich während der Metamorphose an den dorsalen Enden der äußeren Kiemenhöhle im Bereiche der drei, die inneren Kiemen tragenden Bogen eine mächtige kompakte Zellwucherung, an welcher, wie in den oben beschriebenen ventralen Kiemenresten des Frosches, bindegewebige und epitheliale Elemente in gleicher Weise beteiligt sind. Diese dorsal gelegenen Gebilde entstehen gleichzeitig mit der Rückbildung der inneren Kiemen und können somit als dorsale Kiemenreste der Batrachier gedeutet werden. Sie unterscheiden sich histologisch von der Thymus durch das Fehlen von den großen charakteristischen Zellen. Sie bestehen aus einem irregulären Gewebe, in welchem lymphoide Rundzellen am reichlichsten vertreten sind. Cysten treten niemals darin auf. Diese Gebilde, welche bei Fröschen nach der Metamorphose ganz konstant sich finden, bilden sich zurück und sind bei Fröschen von 4—5 cm Länge gänzlich verschwunden. Es kommt in diesen Gebilden nicht zur Bildung von pathologischen Hohlräumen, welche mit Detritus erfüllt sind, sondern die zellige Infiltration verschwindet durch Vertheilung. Doch besteht das Gebilde wohl über ein Jahr nach der Metamorphose. Die Lagerung dieses Knötchens ist im Vergleich zur Thymus eine oberflächliche. Es findet sich direkt unter der Haut, derselben fest anhaftend, gerade hinter dem Gehörorgan, während die wahre Thymus in der Tiefe, bedeckt vom Musc. depressor mandibulae, hinter dem Kieferwinkel sich findet.

Fasse ich zum Schlusse, ehe ich zu Urodelen übergehe, die Befunde bei Anuren, mit Bezugnahme auf die einleitenden Worte, kurz zusammen, so finden wir also:

1) Die Schilddrüse, ein paariges acinös gebautes Knötchen, der ventralen Fläche des hinteren Zungenbeinhornes angelagert. Es liegt entweder medial von der Insertion der vorderen Portion des Rectus abdominis (M. sternohyoideus), oder es ist zwischen dessen Fasern eingeschoben. Dieses Gebilde allein geht aus der unpaaren Anlage der Schilddrüse hervor und dasselbe ist auch einzig und allein als Schilddrüse zu betrachten. Es ist zeitlebens aus Colloid enthaltenden Acinis zusammengesetzt, deren Wandung von einschichtigem kubischen Epithel gebildet wird.

2) Die Thymus, ein paariges, hinter dem Kieferwinkel, unter dem M. depressor mandibulae gelagertes Knötchen, das sich in früher Larvenperiode von der dorsalen Schlundwand im Bereich der zweiten Schlundspalte absehnürt, somit epithelialen Ursprungs ist. Es geht frühzeitig in ein lymphatisches Knötchen über, zwischen

dessen Zellen aber die Epithelzellen der Anlage stets in verschiedener Modifikation erhalten bleiben. Auch von Epithel ausgekleidete Cysten treten darin auf.

3) Die postbranchialen Körper sind ebenfalls paarig angeordnet, liegen dorsal von den hinteren Zungenbeinhörnern, zu beiden Seiten des Aditus laryngis, in Form eines größeren oder eines Komplexes von vier bis sechs kleineren Bläschen, welche von hohem Cylinderepithel ausgekleidet sind. Diese Zellen tragen zuweilen Flimmern. Im Inneren der Bläschen tritt niemals Colloid auf, sondern stets ist der Inhalt ein dünnflüssiger, hinterlässt bei der Härtung nur sehr spärliche Gerinnsel. Dadurch ist dies Gebilde auch histologisch streng von der Schilddrüse zu trennen. Seine Entwicklung erfolgt etwas später wie die der Schilddrüse, in sehr früher Larvenperiode, als paarige Ausstülpung der ventralen Schlundwand hinter der fünften Kiemenspalte, zu beiden Seiten des Aditus laryngis. Es behält seinen Platz zeitlebens bei, vereinigt sich niemals mit der Schilddrüse.

4) Carotidendrüse, Epithelkörper, ventrale, mittlere und dorsale Kiemenreste stehen alle in ihrer Genese in Zusammenhang mit der Entwicklung und Rückbildung der Kiemen.

Die beiden erstgenannten Gebilde entstehen gleichzeitig mit der Entwicklung der inneren Kiemen bei jungen Kaulquappen. Die Carotidendrüse wird epithelial angelegt in Form eines Zapfens, der sich vom Epithel des ersten kiementragenden Bogens an dessen ventralem Ende nach oben zwischen die Arterie dieses Bogens und die davorliegende ventrale Fortsetzung der Vene des gleichen Bogens hinein erstreckt. Während der Larvenperiode bleibt dies Gebilde, das sich vom Epithel rasch absehnürt, unbedeutend, erst zur Zeit der Metamorphose wuchert es zu dem späteren mächtigen Gebilde heran, wobei sich auch Elemente der Gefäßwand beteiligen.

Die Epithelkörperchen stellen die seither als Nebenschilddrüsen gedeuteten Gebilde dar. Von denselben sind jederseits zwei vorhanden. Sie sind eiförmig, klein, durchaus kompakt gebaut. Sie entstehen als solide Epithelknospen zwischen den ventralen Enden des ersten und zweiten, sowie des zweiten und dritten kiementragenden Bogens, und zwar erstrecken sie sich medialwärts vor die Arterie des zweiten und dritten Kiemenbogens. Sie schnüren sich rasch von ihrem Mutterboden ab, rücken etwas ventralwärts, so dass sie ventral von der zweiten und dritten Kiemenarterie liegen. Das hintere nähert sich etwas dem vorderen, indem es nach

vorn rückt. Während der Metamorphose rücken sie noch dichter zusammen, um dann ihren Platz nicht mehr zu verändern. In ihrer Entwicklung und ihrem Bau haben sie demnach nicht das geringste mit der Schilddrüse zu schaffen. Im Gegensatz zu den beiden letztgenannten Gebilden entstehen die Kiemenreste erst mit der Rückbildung des Kiemenapparates. Am wichtigsten sind bei *Rana* die ventralen Kiemenreste, welche seither als die Schilddrüse des Frosches angesehen wurden. Sie entstehen durch Wucherung des vordersten ventralen Endes der Kiemenhöhle und zwar kommt es dabei zur Bildung eines gemischten Gewebes, in welchem lymphoide Rundzellen am zahlreichsten vorhanden sind. Das Gebilde liegt unter dem lateralen Rectusrande an dessen vorderem Ende und hängt in einen Lymphraum hinein. Seine Zellen zeigen häufig einen Zerfall in feine Körnchen, die sich sehr intensiv färben. Dieselben lassen sich auch in dem umgebenden Lymphraum nachweisen. Die mittleren Kiemenreste verschwinden beim Frosch sehr rasch; bei *Bufo* dagegen verschwinden die ventralen frühzeitig und es entsteht aus dem mittleren Theil der Kiemenhöhle ein Organ, das genau wie die ventralen Kiemenreste des Frosches gebaut ist, nur in seiner Lagerung davon abweicht. Es findet sich nicht unter dem lateralen Rectusrande, sondern weiter lateral und dorsal, den großen Arterienbogen an ihrer Konvexität anliegend.

Die Epithelkörperchen liegen bei *Rana* lateral und etwas dorsal von den ventralen Kiemenresten, bei *Bufo* finden sie sich ventral und medial von den mittleren Kiemenresten. Die dorsalen Kiemenreste bilden sich aus der dorsalen Wandung der Kiemenhöhle zur Zeit ihrer Obliteration. Sie stellen ein lymphatisches Knötchen dar, welches sich früh rückbildet und bei halbwüchsigen Fröschen ganz verschwunden ist.

### Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Urodelen.

Bei Tritonen ist die Schilddrüse viel oberflächlicher gelagert, als bei Anuren. Bei einem in Rückenlage fixirten Triton taeniatus braucht man nur nach Wegnahme der Haut in der Halsgegend den *Musc. constrictor pharyngis externus* (SIEBOLD), d. h. die hintere Portion des *Musc. mylohyoideus* zu entfernen, um am lateralen Rande des *Musc. sternohyoideus* ein Drüschchen zu erkennen, welches, mit der Lupe betrachtet, sich aus glashellen Bläschen zusammen-



gesetzt zeigt. Zuweilen ist dies Gebilde (die gl. thyroidea) von der Procoracoidplatte bedeckt. Die Schilddrüse ist fest mit der Vena jugularis externa verwachsen. Lateral von der Vene verläuft die Arteria carotis externa nach vorn. Es fiel mir bei Injektionen, welche vom Truncus arteriosus aus vorgenommen wurden, auf, dass die Schilddrüse sich nicht mit Masse füllte, wenn letztere nicht durch die Venen zurückkam. Es machte mir daher schon bei genauer Betrachtung der konservirten Tritonen den Eindruck, als sei die Schilddrüse nicht bloß mit der Wand der Vena jugularis ext. verwachsen, sondern als löse sich der Stamm dieser Vene ganz oder nur ein Ast von ihr wundernetzartig in die Schilddrüse auf, um sich sofort wieder zu sammeln und als Gefäß von gleichem Lumen, wie beim Eintritt, das Organ zu verlassen. Es liegt darin ein wichtiger Unterschied gegenüber den Verhältnissen bei Batrachiern. Da mir die Inspektion an konservirten und injicirten Objekten nicht genügte zur völligen Sicherstellung dieses Befundes, so versuchte ich mir diese Kreislaufverhältnisse am lebenden Thiere direkt zur Anschauung zu bringen. Es gelang dies über Erwarten gut. Die Verletzungen, die man zu machen hat, sind wegen der oberflächlichen Lagerung der Theile sehr gering. Man braucht, wie oben angegeben, nur die Haut und den *Musc. constrictor pharyngis externus* zu entfernen, um schon genügenden Einblick zu erhalten. Der Übersichtlichkeit halber nahm ich oft noch den *Mylohyoideus* fort, so wie die Knorpelplatte des Procoracoid. Die Blutung, die dadurch entsteht, ist kaum der Rede werth und es halten sich die Thiere, in Rückenlage fixirt, wohl eine Stunde unter Wasser. Mit stumpfer Nadel kann man sich noch die großen Arterien, wenigstens den Carotidenbogen, freilegen. Man kann nun unter der Brücke'schen Lupe deutlich erkennen, wie die Vena jugularis, vom Kinne her kommend, sich in der That in die Schilddrüse auflöst. Das Blut sieht man in weiten Maschen zwischen den glashell durchsichtigen Drüsenbläschen durchrieseln (Taf. XIII Fig. 22*b*). Es ist nicht immer der ganze Stamm der Vene, der sich in dieser Weise auflöst, sondern häufig ist die Vene doppelt und nur ein Ast tritt durch die Schilddrüse, während der andere um die Drüse herum verläuft und sich direkt hinter derselben mit dem anderen, aus der Drüse wieder heraustretenden Aste vereinigt (Fig. 22*c*). Zuweilen treten auch vier oder mehr kleinere Venen von vorn kommend in die Schilddrüse ein, lösen sich in ihr in ein weitmaschiges Gefäßnetz auf und verlassen das Organ als einheitlicher Stamm (Fig. 22*a*). Die Carotis

externa, welche aus der Carotidendrüse abgeht, giebt direkt neben der Schilddrüse einen Ast ab, welcher hinter der Drüse weg zu dem vorderen Theil des Musc. sternohyoideus und zum Musc. geniohyoideus verläuft. Es gelang mir in der Regel nicht ein Ästchen zur Schilddrüse aufzufinden. Dass es durch Gefäßtonus in Folge der Verletzung geschlossen sei, war desshalb nicht anzunehmen, weil der Blutstrom durch die Muskelkapillaren in die Venen vollkommen erhalten war und eben so die Schilddrüse von einem mächtigen Blutstrom durchflossen wurde. Auch konnte ich durch Zupressen der Carotis ext. mit der Pincette den Kreislauf in der Schilddrüse nicht zum Stillstand bringen: es kam dann genügend Blut von der andern Seite in die diesseitige Jugularvene. Dagegen gab es sofort eine Blutstockung in der Schilddrüse, wenn ich die Jugularvene vor ihrem Eintritt in die Drüse verschloss. Es geht aus diesen Befunden hervor, dass die Schilddrüse der Tritonen in den venösen Kreislauf eingeschaltet ist, eine Thatsache, die ich nirgends erwähnt finde und welche wohl auch für die Schilddrüse einzig dasteht. Von mechanischem Werth für die Bluteirkulation des Kopfes kann dieses Verhalten nicht sein, weil sehr häufig nur ein Ast der Jugularvene diese Wundernetzbildung zeigt. Auch die Ernährung der Schilddrüse leidet nicht darunter, da aus vielen Hautkapillaren Blut, welches somit die Hautathmung durchgemacht hat, in den Stamm der äußeren Jugularvene übergeht und somit der Sauerstoffgehalt immer noch ein genügender ist, zumal ja auch das Arterienblut hier ein gemischtes ist.

Bei einem Exemplar von *Salamandra maculata* gelang es mir im Leben ein feines Ästchen der Carotis ext. zur Schilddrüse treten zu sehen. Daneben aber durchströmte eben so wie bei Triton die Vena jugul. ext. wundernetzartig die Schilddrüse. Bei Batrachiern fand ich keine ähnlichen Verhältnisse in Bezug auf die Blutversorgung der Schilddrüse. Vielmehr wird dort sowohl dieses Organ, als auch die ventralen Kiemenreste und Epithelkörperchen von der Carotis ext. aus versorgt.

Nebenschilddrüsen finden sich allgemein angegeben in unregelmäßiger Vertheilung. Es zeigt sich bei Triton, bei alpestris und cristatus häufiger als bei taeniatus eine median gelagerte Drüse, aus drei bis vier colloidhaltigen Acinis bestehend, ziemlich weit vorn, ventral zwischen den beiden Mm. sternohyoideis gelagert. Auch diese werden von einem kleinen Aste der Vena jugul. ext. umspunnen. Die eigentliche paarige Schilddrüse ist häufig auf beiden

Seiten ungleich groß oder sie zeigt sich in die Länge gezogen und hat starke Einschnürungen, doch sah ich nur sehr selten das Gebilde in mehrere Knötchen zerfallen.

*Salamandra maculata* zeigt in Bezug auf die Schilddrüse die gleichen Verhältnisse wie die Tritonen.

In der Nähe des Organes finden sich nun noch andere Gebilde, welche ich in Übereinstimmung mit den bei Anuren geschilderten Theilen erwartete. Präparirt man sich nach Freilegung der Schilddrüse die Arterienbogen frei und verfolgt sie bis zu ihrer Vereinigung zur jederseitigen Aortenwurzel, so findet man den Gefäßbogen lateral anlagernd ein oder zwei bei Tritonen milchweiße, bei *Salamandra* von zahlreichen Pigmentzellen umspinnene Körperchen von 0,2—0,5 mm Durchmesser. Die Besprechung ihrer Lage zu den Arterienbogen setzt die Kenntnis der letzteren voraus. Dieselben sind von Boas beschrieben. *Triton cristatus* besitzt bekanntlich drei Arterienbogen. Der erste schwillt eine kurze Strecke nach dem Abgange aus dem Truncus arteriosus zur Carotidendrüse an, aus welcher nach vorn medialwärts die Carotis ext. abgeht. Die Fortsetzung des Bogens wird durch die Carotis int. gebildet. Diese giebt kurz nach ihrem Austritt aus der Carotidendrüse einen schwachen Verbindungsast zum zweiten, sehr mächtigen Arterienbogen, dem eigentlichen Aortenbogen ab. Hinter dem zweiten Bogen folgt noch eine Arterie, die, wie schon Boas nachwies, nicht den dritten, sondern den vierten Arterienbogen darstellt. Der Hauptast dieses letzteren bildet die Lungenarterie, nur ein halb so starker Ast vereinigt sich mit der zweiten Arterie. Nun liegen die beiden weißen, kompakten Knötchen zwischen dem zweiten (Aortenbogen) und dem vierten (Pulmonalbogen) Arterienstamme (Taf. XI Fig. 26). Bei *Triton taeniatus* fand ich es eben so (Fig. 25). Bei *Triton alpestris* hatte ich einen interessant abweichenden Befund. Hier bestanden vier Arterienbogen jederseits, und zwar war der erste (Carotidenbogen) der schwächste. Der zweite am stärksten. Der dritte und vierte hatte einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm. Dieser theilte sich in zwei gleich starke Äste, von welchen der hintere, d. h. der vierte, die Arteria pulmonalis abgab und sich dann mit dem dritten wieder vereinigte, ehe dieser mit dem zweiten zur Aortenwurzel zusammentraf. Hier saß dem zweiten und dritten Bogen nur ein ovales Körperchen auf, welches zwei Arterien empfing (Taf. XI Fig. 23a). Eine ging von dem zweiten Arterienbogen ab, eine andere von dem dritten. Beide waren entsprechend der Größe des Körperchens sehr feine



Ästchen, aber an dem gut injicirten Präparat mit Sicherheit nachzuweisen.

Aus der Thatsache, dass hier zwei Gefäße aus zwei Arterienbogen zu diesem Gebilde treten, schließe ich. in Hinblick darauf, dass sich bei anderen Tritonen zwei solche Körperchen finden, dass auch hier dieses eine Knötchen durch Verschmelzung aus zweien entstanden ist und ferner, dass es zu dem zweiten und dritten Arterienbogen in genetischer Beziehung steht. Übrigens ist die Blutversorgung dieser Körperchen bei Tritonen eine individuell sehr verschiedene. So zeigten sich bei zwei Exemplaren von *Triton alpestris*, welche vom *Truncus arteriosus* aus injicirt waren, folgende verschiedene Befunde. Die Arterienbogen verhielten sich gleich. Es bestanden vier jederseits, die sich alle an der Bildung der Aortenwurzel ihrer Seite theiligten. Der zweite war der bei Weitem stärkste. Vom ersten kam nur ein sehr schwacher Verbindungszweig. Der dritte und vierte waren zusammen halb so stark wie der zweite. Im ersten Fall (Fig. 23c) fand sich ein ovales Körperchen von 0,5 mm Längsdurchmesser der Konvexität der Arterienbogen angelagert. Es erhielt bloß ein Ästchen, welches von der *Carotis externa* herunter in rücklaufender Richtung in es eintrat. Von den Arterienbogen konnte ich kein Ästchen nachweisen, obgleich der Körper diesem Bogen fest anlag. Im zweiten Falle fanden sich zwei Körperchen. (Fig. 23b). Das eine, größere lag dem zweiten Arterienbogen, sowie dem dritten auf, das hintere, kleinere lag zwischen drittem und viertem Bogen. Letzteres bekam zwei Gefäße, eines aus dem dritten und eines aus dem vierten Bogen. Das größere vordere Gebilde erhielt von der *Carotis communis* ein Ästchen, welches dicht vor der Carotidendrüse abging. Wenn auch die Verhältnisse in dieser Weise unregelmäßige sind, so ist doch das Vorkommen von Ästen, die direkt aus den großen arteriellen Gefäßbogen zu diesen Körperchen treten, wichtig, in so fern derartige Gefäße die primäre Blutversorgung der kleinen Körperchen darstellen müssen. Es kann wohl die Ernährung später durch Anastomosenausbildung auf die *Carotis* übertragen werden. Einen solchen Übergang stellen auch Fälle dar, in welchen Gefäße sowohl von einem der großen Arterienstämme, als auch von der *Carotis* zugleich zu einem solchen Körperchen treten.

Wenn nun von den großen Arterienbogen, welche nach Rückbildung des Kiemenapparates keine Äste mehr in ihrem Verlauf bis zu den Aortenwurzeln abgeben sollten, gleichwohl noch Gefäße zu den erwähnten Körperchen treten, so ist der Schluss wohl nahe-

liegend, dass letztere in ihrer Genese mit dem Kiemenapparat zusammenhängen und es fragt sich, wie sich dieselben bei Larven verhalten und in welcher Weise ihre Bildung erfolgt.

Bei *Triton taeniatus*, *cristatus* und *Salamandra maculata* habe ich diese Gefäßverhältnisse nicht geprüft. Es finden sich hier die Körperchen in gleicher Lage (Taf. XI Fig. 24—26).

Auch ein postbranchialer Körper findet sich bei Urodelen. Er ist hier nicht paarig, sondern immer nur auf der linken Seite vorhanden. Bei *Triton* kann er von der ventralen Körperfläche aus präpariert werden und zwar sieht man ihn nach Wegnahme der Arterienbogen gerade dorsal von dem vierten Bogen liegen. Er stellt hier meist einen geschlängelten, an beiden Enden geschlossenen Schlauch dar, von welchem häufig einzelne Theile abgeschnürt sind.

Bei *Salamandra maculata* liegt er ebenfalls links, gerade dorsal von dem vierten Arterienbogen und stellt hier ein ovales, undurchsichtiges Drüschchen dar.

Was den Bau der bis jetzt genannten Gebilde anlangt, so besteht die Schilddrüse aus großen Acinis, welche Colloid enthalten. Das auskleidende Epithel ist fast cylindrisch. Zwischen den Acinis findet sich das weite Wundernetz der Vena jugularis externa. Die ganze Drüse ist von einer sehr zarten Bindegewebskapsel umgeben.

Die kleinen milchweißen, den Arterienbogen an deren Konvexität lateral anliegenden Körper, zeigen durchaus kompakten Bau. Bei *Triton taeniatus* sind diese Körperchen ähnlich gebaut wie die kleinen Epithelkörper (*e*) des Frosches (Taf. XI Fig. 10). Sie besitzen eine fibröse Kapsel, von welcher starke zellige Züge ins Innere dringen und die in Gruppen dazwischen liegenden Epithelzellen von einander trennen. Die Kerne der letzteren sind rund oder oval und übertreffen die lymphoiden Zellen, z. B. der Thymus, um das Dreifache an Größe. Bei *Triton alpestris* bestehen sie aus eng zusammengewundenen soliden Epithelschläuchen, zwischen welchen stärkere Bindegewebszüge, die von der Kapsel eindringen, sich finden. Ein Lumen irgend welcher Art zeigen diese Gebilde auch bei *Triton alpestris* niemals. Bei *Triton cristatus* und *Salamandra maculata* haben diese Organe den gleichen Bau wie bei *Triton alpestris*. Mit der Schilddrüse haben sie gar keine Ähnlichkeit, in Folge ihres soliden Baues, der auch im höheren Alter sich nicht verändert.

Der postbranchiale Körper zeigt, bei allen Tritonen nur links vorhanden, die Gestalt eines geschlängelten langen Schlauches, welcher von unregelmäßigen platten bis kubischen Epithelzellen ausge-

kleidet ist. Er besitzt ein weites Lumen, das aber niemals Colloid enthält, sondern seröse Flüssigkeit und zuweilen Zellrester. Abgeschnürte Theile stellen kugelige Acini dar, welche von kubischem Epithel ausgekleidet sind und ein sehr feines Lumen besitzen. Colloid findet sich niemals darin. Somit sind diese Gebilde ebenfalls nicht mit der Schilddrüse zu verwechseln.

Die Thymus der Urodelen ist von derjenigen der Anuren verschieden gelagert. Sie findet sich oberflächlich, direkt unter der Haut, oberhalb und hinter dem Unterkieferwinkel. Bei Tritonen stellt sie ein einfaches linsenförmiges Knötchen dar, welches eine leicht höckerige Oberfläche besitzt. Bei *Salamandra maculata* ist sie mehr gelappt, kann oft leicht in drei ganz getrennte, nur durch Bindegewebe zusammengehaltene Lappen zerlegt werden. Sie liegt dicht hinter dem Unterkieferwinkel, also tiefer als bei Triton und reicht dicht bis an die den Arterienbogen anliegenden, hier mit stark pigmentirtem Überzug versehenen Körperchen herab, die ich oben schilderte. LEYDIG hat diese Körper gesehen, als er von einem unteren, stark pigmentirten kleineren Lappen der Thymus sprach.

Der Bau der Thymus ist bei Urodelen ein kompakter. Sie besteht aus einer verschiedenen Anzahl von Follikeln, welche in reticulärem Gewebe zahlreiche gleichartige lymphoide Zellen enthalten. Die großen Zellen, die ich in der Frosethymus beschrieb, fehlen hier; dagegen kommen sehr häufig Cysten vor, welche mit hohem einschichtigem Cylinderepithel ausgekleidet sind. Diese sind unregelmäßig im Organ vertheilt. Eine Mark- und Rindensubstanz, wie bei Anuren, ist nicht zu unterscheiden, vielmehr ist der Bau ein durchgehends gleichartiger. Koncentrische Körper sah ich niemals.

Die Entwicklung der Schilddrüse bei Urodelen ist im Wesentlichen eben so wie bei Anuren. Ich untersuchte Triton taeniatum und *Siredon pisciformis*.

Triton taeniatum verlässt in der Regel am zwanzigsten Tage das Ei. Bereits am achtzehnten Tage zeigt sich die erste Anlage der Schilddrüse auf Querschnitten als eine solide Epithelknospe, welche sich von der ventralen Schlundwand in der Gegend der zweiten Schlundfalte in die vordere Theilungsgabel des Herzschlauches erstreckt (Taf. XIII Fig. 27). Sie fällt in die gleichen Querschnitte wie die Gehörbläschen, welche bereits vom Ektoderm abgeschnürt sind. Die Kiemenspalten sind noch nicht durchgebrochen. Es bestehen vier Schlundtaschen, welche das Ektoderm noch nicht erreichen.



Die erste Anlage der Schilddrüse ist bei Triton und Siredon eine solide Knospe im Gegensatz zu dem Befund bei Anuren, wo die ursprüngliche epitheliale Ausbuchtung erst nach kurzem Bestand solide wird.

In den beiden ersten Tagen nach dem Verlassen des Eies vollzieht sich die Abschnürung der Schilddrüsenanlage von ihrem Mutterboden. Die Larven sind am zweiten Tage 5.5 mm lang. Die Thyreoidea liegt dann als eiförmige Zellenmasse, deren gleichartige Zellen noch dicht mit Dotterblättchen erfüllt sind, in der Theilungsgabel des Herzschlauches (Taf. XII Fig. 28*t*). In der ersten Woche des freien Lebens der Tritonlarve vollziehen sich die wesentlichen Ausbildungsvorgänge am Schlunde mit dem Kiemenapparat. Zwei Tage nach dem Ausschlüpfen erreichen die Schlundtaschen das oberflächliche Körperepithel. Spalten bestehen noch nicht, da die beider Lamellen der Ausstülpungen noch dicht zusammen schließen. Dieser Zustand erhält sich für die Kiemenspalten während des dritten und vierten Tages. Dann beginnt die Differenzirung des knorpeligen Kiemenapparates und die Kiemenspalten öffnen sich. Die Schilddrüsenanlage wird von ihrem Mutterboden weiter entfernt, durch die Copula des Hyoidbogens (Taf. XIII Fig. 29). Zugleich beginnt sie sich zu theilen, so dass am fünften Tage die beiden Hälften nur durch einen dünnen Isthmus zusammenhängen. Der bei Anuren beschriebene dreieckige Knorpelfortsatz, welcher sich an der ventralen Fläche der Zungenbeincopula findet, wird hier durch einen langen Knorpelstab (*Os uro-hyal*, DUGÈS) dargestellt. Gerade vor diesem Stabe findet die Theilung der Schilddrüsenanlage statt (Fig. 30*pk*). Auch jetzt besteht sie noch aus dotterblättchenreichen rundlichen Zellen, zeigt keinerlei Lumen und besitzt die Gestalt eines Zwerehsackes, wie es auch bei *Rana* beschrieben wurde.

Acht Tage nach dem Ausschlüpfen ist die Trennung in zwei Hälften vollzogen und diese letzteren rücken sofort weiter aus einander in Folge der Ausbildung des *Mus. sternohyoideus*, der zwischen ihnen lagert (Fig. 30*kg*).

In Folge der von Anuren ganz verschiedenen Ausbildung des Larvenmundes und Kiemenapparates findet sich die Schilddrüse schon sehr frühzeitig von dem Punkte ihrer Entstehung entfernt, nach hinten gerückt und an dem ihr auch später zukommenden Platze.

Bekanntlich entwickelt sich bei Urodelen sofort der bleibende Unterkiefer, und die Zunge bekommt auch später nicht die mächtige Ausbildung, die sie bei Anuren erhält. Die Metamorphose beschränkt

sich also mehr auf die Rückbildung des Kiemenapparates. Die Muskeln, in deren Nachbarschaft die Schilddrüse liegt, d. h. *M. sternohyoideus* und *geniohyoideus*, entwickeln sich sehr frühzeitig in der ihnen auch später zukommenden Insertion. Die Schilddrüse wird durch sie lateralwärts verschoben. Da hier nicht der breite Zungenbeinkörper entsteht, wie bei den Anuren, welcher dort eine für den *Rectus* weiter lateralwärts sich erstreckende Insertion gestattete, die durch die mediale Ausbildung des *M. hyoglossus* sogar geboten war, so nimmt der *Rectus* hier eine der Medianlinie mehr genäherte Insertion an der ventralen Fläche der *Copula* des Zungenbeinbogens und dessen langem, nach hinten und abwärts gerichteten Knorpelfortsatz. Dadurch wird die Schilddrüse lateral verschoben. Bei Anuren lag sie medial vom *Rectus* oder zwischen seine Fasern eingeschoben.

Auch bei Urodelen sind Unregelmäßigkeiten in der Theilung der Schilddrüsenanlage sehr häufig und zwar bestehen sie theils in ungleicher Größe der beiden Hälften, theils in stärkerer Entwicklung des Isthmus während der Theilung. Die Ausbildung des knorpeligen Kiefer- und Kiemenapparates erfolgt, wie gesagt, innerhalb acht Tagen nach dem Verlassen des Eies (nach acht Tagen besitzen die Larven eine Länge von 7 mm). Es hat sich bis dahin auch der *Sternohyoideus* mit seiner vorderen Insertion an der Zungenbein-*copula* gebildet und die Schilddrüse liegt seinem vorderen Theile lateral an, gerade hinter dem zweiten *Keratobranchiale*, welchem der Knorpel des zweiten Kiemenbogens ausitzt. Hier ist also die Schilddrüse schon sehr frühzeitig an den ihr auch später zugewiesenen Platz gerückt und wird später durch die Rückbildung des langen Knorpelfortsatzes, der von der ventralen Fläche der Zungenbein-*copula* nach unten und hinten geht, und der damit erfolgenden Modifikation der *Rectus*-Insertion nicht mehr beeinflusst. In Folge dieser raschen Lageveränderung der Schilddrüse, kurz nachdem sich die oft unregelmäßige Theilung vollzogen hat, bleiben häufig, besonders weiter vorn in der Medianlinie zwischen den *Musculis geniohyoideis*, Theile des ursprünglichen Isthmus liegen, welche später als vordere unpaare, aus vier bis sechs *Acinis* bestehende colloidhaltige Nebenschilddrüsen sich erhalten. Außerdem kann zuweilen die eine oder andere Hälfte der Schilddrüse sehr in die Länge gezogen sein und wie eine Perlenschnur längs des lateralen *Rectus*-randes liegen. Doch findet sich sehr selten ein völliger Zerfall in mehrere Drüsen.

Es ist dies nur der Ausdruck des raschen Lagewechsels des Organes bei Urodelen, und diese Theile zeigen uns den Weg, welchen die Schilddrüse seit ihrer Entwicklung zurückgelegt hat.

So lange die Zellen der Schilddrüse Dotterblättchen enthalten, ist das Organ leicht zu erkennen. Zwei bis drei Wochen nach dem Verlassen des Eies verschwinden die Dotterblättchen und es hält dann eine Zeit lang schwer, die Schilddrüse aufzufinden. Sie besteht jederseits aus einem wenig vortretenden soliden Zellschlauch, der an dem bezeichneten Platze, vor dem ersten Arterienbogen, gerade hinter dem zweiten Keratobranchiale, zur Seite des Sternohyoideus liegt. Erst ziemlich spät, drei bis vier Wochen nach dem Ausschlüpfen, zeigt sich eine Abschnürung von Acinis, in welchen dann sofort Colloid auftritt. Die Vena jugularis externa liegt ventral von der Schilddrüse. Eine wundernetzartige Auflösung, wie ich es beim ausgebildeten Thiere beschrieb, fehlt während des ganzen Larvenlebens.

Eine Carotidendrüse, sowie die Epithelkörperchen, welche den Arterienbogen anliegen, fehlen bei Urodelen während der ganzen Larvenperiode, worin ein charakteristischer Unterschied gegen die Anuren gegeben ist.

Der linksseitige postbranchiale Körper entwickelt sich sehr frühzeitig. Bei Tritonlarven, die eben ausgeschlüpft sind, zwanzig Tage im Ei waren, zeigt sich hinter der fünften Schlundspalte, genau an der Stelle, wo man eine sechste Spalte erwarten sollte, nicht wie bei Anuren eine muldenförmige Ausbuchtung des Epithels, sondern nur auf der linken Seite ein solider Zellzapfen, der sich in das darunter liegende Bindegewebe erstreckt. (Dies Gebilde von Siredon ist auf Taf. XIII Fig. 31*p* abgebildet, bei Triton verhält es sich in seiner Bildung genau eben so.) Auf der rechten Seite konnte ich trotz genauer Prüfung keine gleiche Bildung finden. Schon vier Tage später hat sich dieser epitheliale Zellzapfen von der Schlundwand abgeschnürt und liegt als solide Zellkugel direkt unter der Schlundwand, seitlich vom Kehlkopfeingang (Fig. 33*p*). In den nächsten Wochen wächst dies Gebilde in die Länge, behält seine Lagerung bei und liegt medial von der Knorpelspange des vierten Kiemenbogens. Sehr früh tritt schon ein feines centrales Lumen darin auf: indess macht bei älteren Larven, von 2—3 cm Länge, das Organ noch den Eindruck eines soliden Epithelschlauches und erst nach der Metamorphose bildet sich ein weites Lumen, das jedoch niemals Colloid enthält.



Bei *Siredon piseiformis* findet die Anlage der Schilddrüse und des postbranchialen Körpers in der gleichen Weise wie bei *Triton taeniatus* statt.

Bei Embryonen von 5.5 mm Länge, welche kurz vor dem Auschlüpfen stehen, erstreckt sich eine solide Epithelknospe der ventralen Schlundwand in die vordere Theilungsgabel des Herzschlauches hinein. Bei ausgeschlüpften Larven von 7 mm Länge hat sie sich abgeschnürt und acht Tage später, wenn die Larven eine Länge von 10 mm besitzen, ist sie gerade in zwei Hälften getheilt.

Der postbranchiale Körper, welcher hier ebenfalls nur links sich findet, entsteht bei 7 mm langen Larven in Form eines soliden Zapfens seitlich vom Larynxeingang, hinter der fünften Kiemenspalte, von der ventralen Schlundwand aus. Bei 10 mm langen Larven ist er ganz abgeschnürt und stellt schon einen längeren Schlauch dar (Taf. XIII Fig. 31 und 33p).

Die Carotidendrüse und die den Arterienbogen anliegenden Epithelkörperchen fehlen beim Axolotl stets.

Die Entwicklung der Thymus findet sich bei Urodelen wesentlich anders, als bei Anuren.

Wegen der größeren Verhältnisse lege ich *Siredon piseiformis* zu Grunde. Die erste Anlage von Thymusknospen findet sich bereits bei Larven, die eben ausgeschlüpft sind und eine Länge von 7 mm besitzen. Es finden sich, entsprechend den fünf Kiemenspalten, fünf solide Epithelknospen, welche von der dorsalen Schlundwand ausgehend in das dorsal davon liegende Bindegewebe einragen. Sämmtliche fünf Knospen lagern sich den Ganglien der Gehirnnerven dicht an. Die fünf Schlundfalten sind bereits vorhanden, erreichen das Ektoderm, sind aber noch nicht zu Kiemenspalten geöffnet. Die Schilddrüse ist gerade von ihrem Mutterboden abgeschnürt. Der linksseitige postbranchiale Körper ist auch bereits in Form einer soliden Knospe angelegt. Die fünf soliden Thymusknospen lagern: die erste dem Ganglion Gasseri, die zweite dem Ganglion des Facialis, die dritte dem Ganglion des Glossopharyngeus und die vierte und fünfte dem Vagusganglion dicht an. Die vierte findet sich in Taf. XIII Fig. 31 wiedergegeben. Es ist schwer, in diesem Stadium eine scharfe Grenze zwischen den Epithelzellen und den Ganglienzellen zu bestimmen und man würde die geschilderten Epithelknospen nicht für Thymusanlagen halten, wenn dies nicht aus dem nächsten Stadium hervorginge. Nur die fünfte Knospe zeigt in diesem Stadium eine Grenze gegen das Vagusganglion, obgleich auch sie direkt

daran stößt. Die erste Knospe liegt zwischen Auge und Gehörbläschen. Die zweite unter der hinteren Hälfte des Gehörbläschens, die dritte liegt mit dem vorderen Ende des Herzschlauchs in gleichem Querschnitt. Die vierte und fünfte folgen in geringem Abstand. Der größte Abstand liegt zwischen erster und zweiter Knospe (dreißig Schnitte bei  $\frac{1}{60}$  mm Schnittdicke). Die dritte liegt vierzehn Schnitte hinter der zweiten, die vierte bloß neun Schnitte hinter der dritten und die fünfte folgt zwölf Schnitte nach der vierten. In dieser relativen Entfernung und in ihrem Verhalten zu den Ganglien der Gehirnnerven lassen sich die Knospen leicht an älteren Objekten auffinden. Bei einem Axolotl von 9,5 mm Länge ist der knorpelige Kiemenapparat vollkommen angelegt. Die Kiemenpalten sind durchgebrochen, äußere Kiemen noch einfache Fortsätze, ohne Kiemenfransen. Die Knospen resp. Körperchen liegen gerade medial vom dorsalen Ende des vor ihnen liegenden knorpeligen Bogens. So findet sich die erste Knospe medial vom Kieferbogen, die zweite medial vom Zungenbeinbogen, die folgenden medial vom ersten, zweiten und dritten Kiemenbogen. Danach kann man sich leicht in den Kiemenpalten orientieren. Die erste und zweite Thymusknospe ist auf der rechten Seite noch nicht abgeschnürt (Fig. 32); die fünfte hängt links noch mit dem Epithel der fünften Kiemenpalte durch einen dünnen Stiel zusammen. Die übrigen sieben Knospen sind abgeschnürt und stellen kugelige solide Zellgruppen dar, welche zwar noch den entsprechenden Ganglien der Gehirnnerven anlagern, aber durch eine scharfe Grenze davon getrennt sind. Sie sind von den Ganglien dadurch sofort zu unterscheiden, dass sie durch reichliche Dotterblättchen gelb gefärbt sind, während die Ganglien schwarzbraune Pigmentkörnchen in ihren Zellen führen.

Aus dem Befunde in diesem Stadium folgt, dass die Abschnürung der Thymusknospen unregelmäßig stattfindet.

Im nächsten Stadium, das einem Axolotl von 1 cm Länge entnommen ist, zeigen sich alle fünf Knospenpaare abgeschnürt.

Die erste Knospe ist rechts wie links in Rückbildung begriffen, indem an ihrem Platze jederseits nur zwei bis drei, Dotterblättchen enthaltende, runde Zellen liegen. Bei dem Objekte, das zur Fig. 33 Taf. XIII diente, war die erste Knospe als abgeschnürter Körper noch vorhanden. Das zweite, dritte, vierte und fünfte Körperchen sind noch vorhanden und zeigen nur darin eine Veränderung, dass sie selbständiger gegen die Ganglien geworden sind, von welchen sie durch einen deutlichen Abstand getrennt sind (Fig. 33, welche die vierte

Knospe darstellt). Zur Übersicht der fünf Thymuskörper in ihrer Lagerung direkt nach der Abschnürung füge ich Fig. 34 bei. Dieselbe stammt von einem 11 mm langen Axolotl und ist aus vier lateralen Sagittalschnitten kombinirt.  $t_1$  und  $t_2$  bilden sich in der Folge rasch zurück.

Das nächste Stadium entnehme ich einem Axolotl von 13,5 mm Länge. Die Kiemenspalten sind schon weit geöffnet, eben so sind die äußeren Kiemen schon mächtig entwickelt. Der Kiemendeckel ist bereits vorhanden. Von den Thymuskörperchen ist zu berichten, dass das erste und zweite auf beiden Seiten vollständig rückgebildet ist, so dass keine Spur mehr davon nachgewiesen werden kann. Die dritte, vierte und fünfte Knospen sind jederseits vorhanden, stellen runde Zellgruppen dar; ihre rundlichen Zellen enthalten keine Dotterblättchen mehr. Von den Ganglien des Glossopharyngeus und Vagus sind sie ganz weit lateralwärts abgertückt.

Sie liegen gerade dorsal von der dorsalen Schlundwand. Die vierte Knospe ist durch die Aortenwurzel von der Schlundwand getrennt. Der dritte und vierte Körper liegen etwas vor den dorsalen Enden der zweiten und dritten Kiemenbogenknorpel. Der fünfte Körper liegt gerade dorsal vom vierten Kiemenbogenknorpel.

Leider konnte ich die Thymus des Axolotl wegen Materialmangels nicht weiter verfolgen, indessen ließ sich mit Hilfe von Triton taeniatus und Embryonen von Salamandra maculata noch Folgendes feststellen. Bei Triton taen. war ich nicht im Stande, fünf getrennte Knospen deutlich nachzuweisen. Nur die beiden vorderen fanden sich an Exemplaren, die gerade ausgeschlüpft waren, in derselben Weise vor wie bei Siredon. Dagegen habe ich dahinter nur die der fünften Knospe des Axolotl entsprechende deutlich erkannt. Indessen ist Triton taeniatus ein sehr schwieriges Objekt in Folge seiner Kleinheit. Die hinteren Kiemenbogen entwickeln sich so dicht zusammen, dass die räumliche Trennung der dorsalen Schenkel in der ersten Zeit unmöglich ist, zumal, da die Elemente so dicht mit Dotterblättchen gefüllt sind, dass die Gewebsarten schwer zu unterscheiden sind. Die erste und zweite Knospe bilden sich auch hier kurz nach der Abschnürung zurück. Die zweite ist stärker entwickelt und bleibt auch etwas länger bestehen als die erste. Sie verschwindet etwa zehn Tage nach dem Ausschlüpfen. Es ist dies die Knospe, welche bei Anuren die bleibende Thymus hervorbringen lässt.

Weiter hinten findet sich bei Triton, gerade medial vom dor-



salen Ende des vierten Kiemenbogens, die Anlage der bleibenden Thymus in Form eines ovalen soliden Knötchens. Ich konnte hier nicht entscheiden, ob sie nur der fünften Knospe des Axolotl entspricht, oder aus der Verschmelzung der drei hinteren Knospen hervorgeht. Letzteres erscheint mir wahrscheinlicher.

Bei Embryonen von *Salamandra maculata*, welche einige Wochen vor der Geburt stehen, besaß die Thymusanlage gleichfalls eine hintere Lage, gerade hinter dem dorsalen Ende des vierten knorpeligen Kiemenbogens. Hier war es kein ovales Körperchen, sondern das Organ bestand aus drei getrennten, aber dicht zusammenliegenden soliden Zellschläuchen, woraus wohl geschlossen werden darf, dass hier die drei hinteren Knospen zur Bildung der bleibenden Thymus der *Salamandra maculata* führen. Bei älteren Salamandarlarven konnte ich die Thymus nicht mehr in drei Theile trennen, sie war dann zu einem gelappten großen Organe geworden.

Ob die Möglichkeit, bei älteren Salamandern die Thymus zuweilen in zwei bis drei Lappen zu trennen, als eine Erhaltung der dreigetheilten Anlage aufzufassen ist, oder nicht vielmehr als ein sekundärer Zerfall, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Bei *Triton taeniatus* und *alpestris* stellt die Thymus während der ganzen Larvenperiode ein ovales bohnenförmiges Körperchen dar, in welchem erst nach der Metamorphose mehrere Follikel sich bilden. Die Oberfläche wird dadurch eine höckerige.

Zur Zeit des Eintritts der Metamorphose von *Triton* und *Salamandra* finden sich von den uns interessirenden Gebilden nur die paarig gewordene Schilddrüse, sowie die Thymus und der bloß linksseitig ausgebildete postbranchiale Körper, welcher einen Epithelschlauch mit feinem Lumen darstellt.

Bei Anuren fand sich im Larvenzustand bereits die epitheliale Anlage der Carotidendrüse, sowie die kleinen Epithelkörper, welche sich vom ventralen Ende der dritten und vierten Kiemenspalte abgeschnürt hatten.

Bei Urodelen findet sich von solchen Gebilden während der Larvenperiode keine Spur. Auch beim erwachsenen *Triton* und *Salamander* fand sich kein Gebilde, das den ventralen Kiemenresten von *Rana* oder den mittleren von *Bufo* entsprochen hätte. Es fanden sich nur jederseits ein größeres oder zwei kleine epitheliale Knötchen, welche den Arterienbogen anlagen. Diese sind nicht von vorn herein den Epithelkörperchen, die ich bei Anuren beschrieb, für homolog zu erklären.

Es bildet sich bei Urodelen während oder in unmittelbarem Anschluss an die Metamorphose somit erstens die Carotidendrüse und ferner die den Arterienbogen anlagernden epithelialen Körperchen.

Was die Carotidendrüse betrifft, so war für dieses Gebilde das Material, welches mir zur Verfügung stand, leider ein zu beschränktes. Bis jetzt bin ich nicht im Stande, die Bethheiligung von epithelialen Elementen der Kiemenspalten an der Bildung der Carotidendrüse der Urodelen nachzuweisen. Nach dem geschilderten Befunde bei Anuren sollte Derartiges zu erwarten sein. Allerdings lässt Boas (Beiträge zur Angiologie der Amphibien, Morphol. Jahrb., Bd. VIII) die Bildung der Carotidendrüse beim Salamander ausschließlich durch Wucherung der Gefäßwand erfolgen. Es ist indessen immerhin möglich, dass bei Urodelen kleine Epithelabschnürungen in gewissen Stadien übersehen werden. eben so wie es mit der Schilddrüse, nachdem die Dotterblättchen aus ihren Zellen verschwunden sind. eine Zeit lang leicht geschehen kann. Dass auch bei Anuren die Gefäßwand später eine wichtige Rolle spielt bei der Ausbildung des fraglichen Organes, wurde oben erwähnt. Es ist unverständlich, dass die Bildung der Carotidendrüse bei Urodelen wesentlich anders sein sollte, als bei Anuren. Ich hatte einige Exemplare von *Triton taeniatum*, die gerade in der Metamorphose begriffen waren, zur Verfügung. Bei diesen konnte ich keine Spur einer Carotidendrüse nachweisen. Die äußeren Kiemen waren noch in Form kurzer geschrumpfter Stummel vorhanden. Dagegen war die Kiemenhöhle bereits geschlossen. Auf Querschnitten zeigte sich zwischen dem zweiten und dritten, so wie zwischen dem dritten und vierten noch vorhandenen knorpeligen Kiemenbogen die Reste der vierten und fünften Kiemenspalten in Form unregelmäßiger länglicher Gebilde, die sich aus Epithelzellen zusammensetzen und nur durch Aneinanderlagerung und Schrumpfung der Kiemenplatten entstanden sein können.

In den mir vorliegenden Exemplaren waren nur den beiden genannten Spalten entsprechende Reste vorhanden. Dass bestimmte, dorsale oder ventrale Theile bei der Zusammensetzung dieser Körper besonders bevorzugt gewesen wären, kann ich nicht behaupten. Aus den oben genannten Befunden bei erwachsenen Tritonen ergibt sich, dass auch Reste von vorderen Kiemenspalten erhalten sein können. In der Regel persistiren allerdings zwei Körperchen.

Auch an einem Exemplar von *Salamandra maculata*, welches gerade die Metamorphose überstanden hatte, fand ich die erwähnten

Reste der vierten und fünften Kiemenspalte. Sie lagen der Konvexität der zweiten und dritten Arterienbogen jederseits an und bestanden in einem soliden zusammengeknäuelten Zellschlauch. Die Rückbildung der Kiemenbogenknorpel war erfolgt, die Carotidendrüse stellte bereits ein mächtiges Gebilde dar, so dass mir auch hier die Feststellung einer Betheiligung von Epithel an ihrer Bildung unmöglich wurde. Das Thier besaß bei alledem noch deutliche äußere Kiemenstummel.

Aus den geschilderten Befunden ergibt sich, dass bei Urodelen die Verhältnisse in Betreff des postbranchialen Körpers, sowie der Thymus und der Kiemenreste andere sind wie bei Anuren. Die Schilddrüse entwickelt sich wie bei Anuren nur aus einer unpaaren Anlage, die sehr früh durch Theilung paarig wird. Die Thymus entwickelt sich ganz verschieden von der Anurentymus. Es entstehen bei *Siredon* fünf Epithelknospen, den fünf Schlundspalten entsprechend von deren dorsalen Schenkeln. Die zwei vorderen bilden sich sehr früh zurück, während die drei hinteren persistiren. Bei *Salamandra* bestehen in dem frühesten Stadium, welches mir zur Verfügung stand, jederseits drei dicht zusammenliegende Thymusschläuche, die unzweifelhaft den drei hinteren Knospen des *Axolotl* entsprachen. Bei *Triton* konnte ich die Rückbildung der zwei vordersten Thymusknospen eben so nachweisen, wie bei *Siredon*. Die bleibende Thymus, weiter hinten liegend, stellt ein bohnenförmiges Körperchen dar, von welchem es mir nicht gelang, zu entscheiden, ob es nur einer hinteren Knospe entspricht oder durch Verschmelzung aus dreien hervorgegangen ist. Jedenfalls entsteht die Urodelentymus aus dorsalen Epithelknospen hinterer Kiemenspalten, während die zweite Knospe, die bei Anuren die Thymus hervorgehen lässt, sich sehr früh mit der ersten Knospe rückbildet. Letztere erlitt bei Anuren das gleiche Schicksal. Der postbranchiale Körper bildet sich bei Urodelen nur linksseitig aus. Bei *Triton* und *Siredon* wurde seine Entwicklung beschrieben. Sie erfolgt hinter der letzten Kiemenspalte der linken Seite, in Form eines Zellzapfens, der sich als solides Knötchen abschnürt. Dasselbe wächst in die Länge und stellt einen schräg von vorn und medial nach hinten und lateralwärts verlaufenden Kanal dar mit sehr engem Lumen und von hohen Epithelzellen ausgekleidet. Er lagert links neben dem *Aditus laryngis*, direkt unter der ventralen Schlundwand.

Die Kiemenreste finden sich in viel einfacherer Form als bei Anuren. Während der Larvenperiode findet sich weder die Andeu-



tung einer Carotidendrüse noch die Anlage von Epithelkörperchen, wie bei Anuren. Erst mit der Rückbildung des Kiemenapparates entwickelt sich die Carotidendrüse. Von dieser muss ich es dahin gestellt sein lassen, ob Epithelzellen sich an ihrer Bildung betheiligen. Ferner bleiben als Reste der dritten und vierten Kiemenspalten zwei Epithelkörper bestehen, ovale Knötchen von solidem Bau, welche entweder zwischen den großen Arterienbogen sich finden, oder deren Konvexität angelagert sind. Während sie bei jungen Thieren von Triton und Salamandra ein Konvolut von soliden Epithelzellschläuchen darstellen, nehmen sie beim alten Triton taeniatus einen Bau an, wie ihn die Epithelkörperchen beim Frosche besitzen; d. h. sie bestehen aus unregelmäßigen Gruppen von Epithelzellen, welche durch Züge von Bindegewebe von einander getrennt sind. Bei alten Exemplaren von Triton alpestris und Salamandra maculata hatten sie ihren früheren Charakter bewahrt.

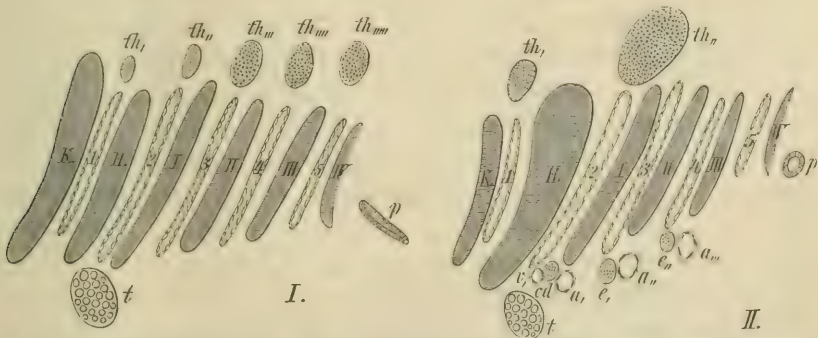
Andere Kiemenreste, wie sie sich bei Anuren in der Form der ventralen, mittleren und dorsalen Reste fanden, fehlen bei Urodelen stets.

### Zu den Holzschnitten.

Schematische Darstellung der Schilddrüse, Thymus, Carotidendrüse, Epithelkörper und Kiemenreste in ihrer Beziehung zum Kiemenapparat bei Urodelen und Anuren, im Larvenzustand und nach der Metamorphose. Seitliche Ansicht.

Bezeichnung für alle Figuren:

*K* Kieferbogen; *H* Zungenbeinbogen; *I—IV* die betreffenden Kiemenbögen; *1—5* die Kiemenspalten; *t* Schilddrüse; *th*, *th<sub>m</sub>*, *th<sub>u</sub>*, *th<sub>u</sub>*, Thymus; *c.d* Carotidendrüse; *e*, *e<sub>v</sub>*, *e<sub>m</sub>*, Epithelkörper; *p* postbranchialer Körper; *v.Kr*, *m.Kr*, *d.Kr* ventrale, mittlere und dorsale Kiemenreste der Anuren.



I. Urodelenlarven. Fünf Thymuskörper, von welchen sich die zwei ersten frühzeitig rückbilden. Schilddrüse, postbranchialer Körper. Letzterer

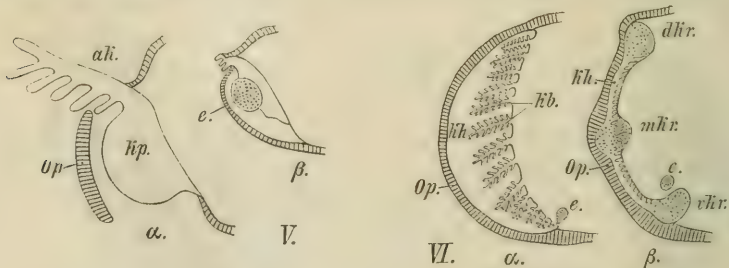
nur links vorhanden. Carotidendrüse und Epithelkörper sind noch nicht entwickelt.

II. Anurenlarven. Nur zwei Thymuskörper, von welchen sich der erste früh rückbildet, Schilddrüse, postbranchialer Körper. Letzterer auf beiden Seiten entwickelt. Carotidendrüse am ersten Kiemenbogen zwischen  $a$ , (erste Kiemenarterie), und  $v$ , (ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene, später Carotis externa), in ihrer epithelialen Anlage entwickelt. Die Epithelkörper  $e$ , und  $e_{,,}$  vor der zweiten ( $a_{,,}$ ) resp. dritten ( $a_{,,,}$ ) Kiemenarterie, am zweiten und dritten Kiemenbogen entwickelt.



III. Triton nach der Metamorphose.  $K.H.Z$  Unterkiefer-Zungenbeinapparat. Neben Schilddrüse, Thymus, die sich aus den drei hinteren Thymuskörpern der Larve entwickelt und dem nur linksseitig vorhandenen postbranchialen Körper besteht seit der Metamorphose die Carotidendrüse und zwei Epithelkörper. Vergleiche Fig. V,  $\alpha$  und  $\beta$ .

IV. Frosch nach der Metamorphose.  $K.H$  Unterkiefer-Zungenbein. Nur die zweite Thymusknospe bildet die bleibende Thymus. Schilddrüse, postbranchialer Körper (auf beiden Seiten entwickelt). Carotidendrüse, zwei Epithelkörper, wie bei der Larve. Dazu kommen ventrale und dorsale Kiemenreste. Erstere bleiben während des ganzen Lebens erhalten, letztere bilden sich im ersten Jahre nach der Metamorphose zurück. Zu ihrer Bildung vergleiche Fig. VI  $\alpha$  und  $\beta$ .



#### V. Schema einer Urodelenkieme.

$\alpha$ ) bei der Larve;  $\beta$ ) in der Metamorphose.

- $\alpha$ )  $\alpha K$  äußere Kieme;  $Kp$  Kiemenplatte;  $Op$  Kiemendeckel;
- $\beta$ ) äußere Kieme geschrumpft, verschwindet.  $Kp$  die rückgebildete Kiemenplatte, schrumpft gleichfalls, verschwindet aber nicht, sondern bildet

mit einer benachbarten zusammenschließend, unter Verschluss der betr. Kiemenspalte, ein Epithelkörperchen *e* und vorn am ersten Bogen die Carotidendrüse (?) (vgl. Fig. III). Diese Gebilde, welche hier erst zur Zeit der Metamorphose auftreten, entwickeln sich bei Anuren schon in früher Larvenperiode.

#### VI. Schema einer inneren Anurenkieme.

$\alpha$ ) bei der Larve,  $\beta$ ) in der Metamorphose.

$\alpha$ ) *Op* Kiemendeckel; *Kh* Kiemenhöhle; *Kb* Kiemenbüschel; *e* Epithelknospe, die zur Bildung des Epithelkörpers führt.

$\beta$ ) Obliteration der Kiemenhöhle *Kh*; Bildung von ventralen, mittleren und dorsalen Kiemenresten. Die ventralen bleiben bei *Rana* erhalten (vgl. Fig. IV) (ihre Lagerung zum Epithelkörper). Die mittleren persistiren bei *Bufo*, *Bombinator*, *Hyla*. Die dorsalen werden bei allen früh rückgebildet (Fig. IV).

### Vergleichung der Ergebnisse.

Wenn man die Befunde bei Anuren und Urodelen übersieht (vgl. die Holzschnitte), so ergibt sich, dass bloß die unpaare Anlage der Schilddrüse in dieser Klasse eine durchgehends gleichartige ist. Alle übrigen drüsigen Gebilde, welche im Anschluss an die Kiemenspalten entstehen, sind durchaus verschieden.

Die Thymus bildet sich bei Anuren aus einer dorsalen Epithelknospe der zweiten Kiemenspalte, während dies Organ bei Salamandra und Siredon aus gleichen Gebilden der dritten, vierten und fünften Spalte entsteht. Bei den genannten Formen verschmelzen diese drei Knospen nach der Abschnürung zu einer einheitlichen gelappten Masse, während bei Gymnophionen, die ich leider nicht in den Kreis der Beobachtung einziehen konnte, nach den Abbildungen von WIEDERSHEIM drei bis vier getrennte Thymuskörper hinter einander erhalten bleiben. Die wahre Thymus entwickelt sich demnach bei Amphibien stets aus dorsalen Knospen der Kiemenspalten, wie dies auch bei Selachiern, Teleostiern, ferner bei Reptilien und Vögeln der Fall ist (s. Einleitung). Es fehlt hier jeder Hinweis auf die Thymusbildung der Säugethiere, welche aus ventralen Theilen der dritten Kiemenspalten, oder nach Hrs aus dem Sinus praecervicalis sich bildet.

Der postbranchiale Körper ist bei Anuren paarig angelegt, bei Urodelen nur auf der linken Seite vorhanden. Seine erste Anlage (bei Anuren eine halbkugelige Ausbuchtung der ventralen Schlundwand hinter der letzten Kiemenspalte, bei Urodelen ein solider Zapfen an gleicher Stelle) differenzirt sich nach der Abschnürung verschieden-



artig. Bei Anuren wird er entweder zu einem einzigen großen Epithelbläschen, beiderseits vom Aditus laryngis gelegen, oder er stellt einen Komplex von vier bis sechs kleineren Bläschen dar. Die Wandung der Bläschen wird von Cylinderepithel ausgekleidet, das zuweilen Flimmern trägt. Im weiten Lumen findet sich Flüssigkeit. Bei Urodelen wächst das nur links vorhandene Gebilde zu einem langen Zellschlauche aus, der im Anfang ein sehr feines Lumen besitzt und von Cylinderepithel ausgekleidet ist, später schnüren sich zuweilen, aber nicht regelmäßig, einzelne kürzere Stücke von diesem Schlauche ab. Das Lumen kann sehr weit werden, es tritt aber niemals Colloid darin auf. Dadurch unterscheidet es sich auch wesentlich in histologischer Beziehung von der Schilddrüse.

Es mag hier der Platz sein, auf das Verhältnis dieser Gebilde zur Schilddrüse etwas einzugehen. Es sind die gleichen Dinge, die schon durch VAN BEMMELEN als Supraperikardialkörper geschildert wurden und die MEURON als *glandes thyroïdes accessoires* bei allen Wirbelthieren beschrieben hat. Wenn wir die Schilddrüse betrachten, so entwickelt sie sich allen vorliegenden Untersuchungen nach bei niederen Wirbelthieren bis zu den Vögeln hin aus einer unpaaren Anlage, und das Epithelbläschen differenziert sich stets zu einem ganz charakteristischen Gewebe, das in Form von kleinen Acinis sich darstellt, in deren Lumen stets schon sehr frühzeitig Colloid auftritt. Es ist dies somit ein vollkommen typisches Gewebe, das nur der Schilddrüse zukommt, für sie charakteristisch ist. Dass in früheren Zuständen kein Colloid da ist, ändert daran nichts, es entwickelt sich stets aus der Anlage das genannte Gewebe. Auch spätere Degenerationen, die häufig auftreten, können nicht hindern, dass wir im Schilddrüsengewebe ein für dieses Organ spezifisches Gewebe erblicken müssen. Wenn nun an anderen Stellen der Kiemenschlundhöhle epitheliale Abschnürungen auftreten, welche in Folge des epithelialen Baues mit gewissen Zuständen des Schilddrüsengewebes Ähnlichkeit besitzen, so ist man doch nicht berechtigt, das Gebilde als eine Nebenschilddrüse zu bezeichnen. Es ist mir in keinem Falle gelungen, bei Amphibien Colloid im Lumen solcher Gebilde zu finden und daraus ergibt sich, dass wir es nicht mit Schilddrüsengewebe zu thun haben, wenn es auch epitheliale Bläschen oder Schläuche sind. Es bleibt dabei natürlich die Thatsache bestehen, dass es bei Amphibien sehr häufig zur Bildung von wirklichen Nebenschilddrüsen kommt, welche aber stets als aus der

unpaaren Anlage abgetrennte Theile nachgewiesen werden können. Diese zeigen denn auch wirklich colloidhaltiges Schilddrüsengewebe.

Wenn nun die postbranchialen Körper mit der Schilddrüse histologisch nichts zu thun haben, so fragt es sich, wie sie ihrer Genese nach aufzufassen sind.

Sie entwickeln sich stets hinter dem eigentlichen Kiemenapparat und zwar paarig oder nur linksseitig. Sie wurden von BEMMELEN als rudimentäre Kiemenspalte gedeutet und das einseitige Auftreten, das auch bei einigen Klassen der Reptilien vorkommt, brachte MEURON in Einklang mit der verschiedenen Anzahl von Kiemenspalten auf beiden Seiten, wie sie bei *Bdellostoma heterotrema* sich findet. Nun ist es mir aber sehr fraglich, ob die postbranchialen Körper, die sich auf beiden Seiten entwickeln, den nur einseitig auftretenden ohne Weiteres homolog sind. Die Abschnürungen im Bereich der Kiemenhöhle sind bei Anuren und Urodelen schon so verschiedenartig, dass ein Homologisiren sehr schwer ist. Aus der linksseitigen Anlage des postbranchialen Körpers bei Urodelen geht ein langer Epithelschlauch hervor, während die paarigen Gebilde bei Anuren kleine Bläschen bleiben.

Vergleichen wir hiermit die Befunde, wie sie über die anderen Wirbelthierklassen vorliegen:

Bei Selachiern fand sich der postbranchiale Körper hinter der sechsten Kiemenspalte paarig, bei *Heptanchus* fehlt er hinter der siebenten Spalte, bei *Chimaera* ist er vorhanden und zwar hinter der spurlos verschwindenden sechsten Spalte (VAN BEMMELEN). Bei einigen Teleostiern (*Salmo*, *Esox*, *Cottus*, *Gasterosteus*, *Leuciscus*, *Barbus*, *Cyprinus*) vermisste ich jede Spur eines postbranchialen Körpers hinter der fünften Kiemenspalte. Bei Amphibien ist er verschieden, bei Anuren paarig in Bläschenform, bei Urodelen linksseitig als beiderseits blind geschlossener Kanal. Bei Reptilien ist er eben so verschieden nach VAN BEMMELEN und MEURON, bald paarig, bald nur linksseitig. Bei Vögeln sind die Verhältnisse noch unklar. Von dem Gebilde, das MEURON als *glandes thyroides accessoires* dem Supraperikardialkörper VAN BEMMELEN's homolog erklärt, sagt letzterer, dass er mit diesem Körper nichts zu thun habe. Ob ferner die paarigen Gebilde, welche sich bei Säugethieren von der vierten Kiemenspalte aus jederseits bilden und die seitlichen Schilddrüsenlappen bilden, etwas mit den postbranchialen Körpern niederer Wirbelthiere zu thun haben, muss ich, da mir eigene Erfahrungen fehlen, ganz dahin gestellt sein lassen.

Bei Amphibien sind die geschilderten Körper jedenfalls immer getrennt von der Schilddrüse und in ihrem Bau in der beschriebenen Weise verschieden von ihr. Die Deutung ihrer phylogenetischen Bedeutung ist sehr schwierig. Dass die paarigen Gebilde rudimentäre Kiemenspalten darstellen, hat viel Bestechendes, doch spricht auch Manches dagegen.

Dass die Rückbildung des Kiemenapparates phylogenetisch von hinten her erfolgt und somit bei Verringerung der Kiemenspalten hinter den Übrigbleibenden Reste der Rückgebildeten sich finden können, ist ohne Weiteres zuzugeben. Nur ist in dem Fall bei Chimaera, wie ihn VAN BENMELEN geschildert hat, dann unverständlich, warum der Rest der siebenten Spalte eine größere Bedeutung haben soll, wie die sechste Spalte, die vollkommen verschwindet. — Von den vorderen Kiemenspalten bleiben in der ontogenetischen Rückbildung bei Amphibien auch Reste, dieselben sind aber kompakt gebaut, im Gegensatz zu den postbranchialen Körpern. Im Hinblick auf die verschiedenen Befunde bei Anuren und Urodelen kann ich nur sagen, dass bei Amphibien am hinteren Ende der Kiemenhöhle gleichzeitig mit der Bildung der Kiemenspalten Abschnürungen des Epithels sich bilden, die aber später ein verschiedenes Verhalten zeigen. Solche Gebilde fehlen bei Teleostiern.

Wenn die paarigen Gebilde bei Anuren als Reste von Kiemenspalten aufgefasst werden, so bleibt doch der linksseitige Körper bei Urodelen unerklärt. Wenn MEURON zur Erklärung eines solchen Gebildes bei Eidechsen *Bdellostoma heterotrema* in Anspruch nimmt, so ist es gerade so gut zulässig, dass der lange schlauchförmige Körper bei Urodelen mit dem Ductus oesophago-cutaneus, der bei *Bdellostoma* sich stets einseitig findet, verglichen werde. Der Willkür ist dabei Thür und Thor geöffnet, ohne dass eine befriedigende Lösung gefunden wird.

Überblickt man ferner die Reste, die sich bei Anuren und Urodelen von den vorderen Kiemenspalten erhalten, so sind sie in den beiden Gruppen ganz verschieden, gemäß der verschiedenen Entfaltung der Kiemen. Auffallend ist einmal die epitheliale Anlage der Carotidendrüse bei Anuren in früher Larvenperiode und zugleich damit das Auftreten von kleinen Epithelabschnürungen der dritten und vierten Kiemenspalten (Epithelkörperchen). Im Gegensatz hierzu legt sich bei Urodelen die Carotidendrüse erst während der Metamorphose an. Ob epitheliale Elemente sich daran beteiligen, konnte ich nicht entscheiden. Eben so bilden sich Epithelkörper bei Uro-



delen erst während der Metamorphose. Wenn wir die Carotidendrüse der Anuren mit derjenigen der Urodelen für homolog halten dürfen, so müssen wir dies auch in Bezug auf die Epithelkörperchen thun. Hierfür spricht auch der Bau dieser Körperchen. Bei Triton taeniatus gleichen sie vollkommen den Epithelkörpern der Frösche. Bei Urodelen bilden sich dieselben erst während des Zugrundegehens der Kiemenplatten als Reste dieser aus. Bei Fröschen bilden sie sich viel früher, wenn sich die bei Urodelen fehlenden inneren Kiemenbüschel entwickeln, und zwar werden sie ventral von diesen entwickelt. Man kann in diesen Körperchen bei Anuren daher die früh rückgebildeten Rudimente der Kiemenplatten der Urodelen erblicken. Die inneren Kiemen der Anuren sind dann, wie es auch der Fall ist, dorsal davon entstehende Neubildungen. Die äußere Kiemenhöhle der Anuren fehlt bei Urodelen, kann also auch keine Reste hinterlassen. Bei Anuren, wo sie in der bekannten Weise entwickelt ist, hinterlässt sie die ventralen, mittleren und dorsalen Kiemenreste, die aus atypischem gemischtem Gewebe bestehen und sich verschieden erhalten. Bei Rana bleiben die ventralen, bei Bufo, Hyla und Bombinator die mittleren zeitlebens erhalten, die dorsalen verschwinden bei allen sehr früh. Es versteht sich von selbst, dass diese Vergleiche mit einer gewissen Reserve ausgesprochen werden. Es gehört zu den Fragen betreffs der Homologie der Anuren- und Urodelenkiemen vor Allem die Kenntnis der frühen Gefäßverhältnisse bei Anurenlarven, die noch nicht genügend bekannt sind.

Was die bei Anuren zum ersten Male auftretenden ventralen und mittleren Kiemenreste betrifft, so sind diese Theile, wie gesagt, geknüpft an die specielle Bildung des Kiemenapparates, im Gegensatz zu diesen Theilen bei Urodelen. Es beginnt hier in Bezug auf die Bildung dieses Apparates eine Divergenz, die noch nicht weiter verfolgt wurde.

Schon in der Einleitung wurde betont, dass Kiemenreste nur dann von weitergehender Bedeutung sein können, wenn sie nicht von den Kiemenbüscheln direkt ausgehen. Es ergab sich im Laufe der Untersuchung, dass die ventralen resp. mittleren Kiemenreste der Anuren in der That aus der Wandung der Kiemenhöhle entstehen, in Form einer mächtigen kompakten Wucherung. Diese tritt auf inmitten des infiltrirten Gewebes der obliterirenden Kiemenhöhle (Bufo, Hyla) oder an deren ventralem Ende (Rana) und ist unabhängig von den inneren Kiemenbüscheln. Sie ist zwar nicht an letztere geknüpft, wohl aber an die eigenthümlich gebildete

Kiemenhöhle der Anuren, welche bei Urodelen sich durchaus anders verhält.

Von der Bildung der Kiemenhöhle hängen natürlich auch die Gebilde ab, welche nach Rückbildung jener sich finden, und von diesem Standpunkte aus muss die Entwicklung höherer Wirbelthiere gerade betreffs der Kiemenregion untersucht werden. Es wird dadurch vielleicht die eigenthümliche Entwicklung der Säugethierthymus verständlich werden.

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, dass nach dem verschiedenen Verhalten der Kiemenreste bei Anuren und Urodelen geschlossen werden darf, dass auch bei höheren Wirbelthieren die Befunde sich ganz verschieden stellen werden. Dies ist auch zum Theil bereits nachgewiesen. Es ist einzig und allein die vordere unpaare Anlage der Schilddrüse, die sich vollkommen gleichartig findet und gleichgebaute Organe hervorgehen lässt. Diese ist es auch allein, welche schon bei Cyclostomen, wo die Ausbildung der Kiemenhöhle eine von den übrigen Vertebraten ganz verschiedene ist, sich nachweisen lässt. Aus diesem gleichartigen Verhalten bei sämtlichen Wirbelthieren ergibt sich diese Schilddrüse auch als das phylogenetisch älteste Gebilde im Bereiche der Kiemenhöhle, das uns selbst eine Fühlung mit niederen Thiertypen ermöglicht. Sämtliche übrigen Gebilde, Thymus, postbranchiale Körper, Carotidendrüse und andere Kiemenreste unterliegen in ihrer Ausbildung Schwankungen, selbst im Bereich derselben Wirbelthierklasse. Sie passen sich den speciellen Verhältnissen an und dokumentiren sich somit als jüngere Bildungen.

Heidelberg, Mai 1887.

### Benutzte Litteratur.

- 1) AFFANASSIEW, Über Bau und Entwicklung der Thymus der Säugethiere. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XIV. 1877.
- 2) J. BEARD, The System of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida. Quarterly Journal of microscop. Sc. Nov. 1885.
- 3) VAN BEMMELEN, Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mittheilungen der Zoolog. Station zu Neapel. 1885. 2. Heft.

- 4) VAN BEMMELEN, Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zoolog. Anz. Nr. 231 und 232. 1886.
- 5) — Die Halsgegend der Reptilien. Zoolog. Anz. Nr. 244. 1887.
- 6) BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. VII.
- 7) — Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. VIII.
- 8) BORN, Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXII. 1883.
- 9) CALBERLA, Vgl. Fig. 304. pag. 565 in: GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1878.
- 10) DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. Heft 1.
- 11) DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1835.
- 12) FISCHER, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Glandula thyreoida und Glandula thymus. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXV. 1885.
- 13) FRIER, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1885.
- 14) GÖTTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- 15) HIS, Anatomie menschlicher Embryonen. III. Zur Geschichte der Organe. Leipzig 1885.
- 16) KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879.
- 17) — Embryologische Mittheilungen. Festschrift der Naturforschenden Freunde zu Halle. 1879.
- 18) LEYDIG, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
- 19) P. DE MEURON, Recherches sur le développement du Thymus et de la glande thyroïde. Genève 1886.
- 20) W. MÜLLER, Über die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.
- 21) — Über die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.
- 22) SCOTT, Beiträge zur Entwicklung der Petromyzonten. Morphol. Jahrbuch. Bd. VII.
- 23) STIEDA, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, Glandula thyreoides und Glandula carotica. Leipzig 1881.
- 24) WATNEY, The minute Anatomy of the thymus. Philosophical Transactions of the Royal society. Bd. 173. IV. London 1883.
- 25) WIEDERSHEIM, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1886.
- 26) — III. Theil von ECKER's Anatomie des Frosches. Braunschweig 1882.
- 27) WÖLFER, Über die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin 1880.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XI—XIII.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

*t* Schilddrüse; *th* Thymus; *c.d* Carotidendrüse; *e* Epithelkörper; *p* postbranchialer Körper; *K* Kiemenreste; *au* Gehörorgan; *b.o* Auge; *c.r* Gehirn; *c.b* Kiemenhöhle; *c.l* Lymphraum; *a.l* Kehlkopfeingang; *v.j.e* Vena jugularis externa; *o.p* Kiemendeckel; *c.h.a* vorderes Zungenbeinhorn; *c.h.p* hinteres Zungenbeinhorn; *p.p* hintere Fortsätze des Zungenbeinkörpers; *a.b* Kiemenarterie; *c* Herz.

- Fig. 1. Vordere Körperhälfte einer 5,0 cm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*, von der ventralen Körperfläche aus gesehen. Die Haut ist entfernt, sowie die inneren Kiemenbüschel und einige Muskeln des Kiefer-Kiemenapparates. Das knorpelige Kiemenskelet ist blau gehalten, die Kiemenarterien und die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene (*v<sub>1</sub>*) mit der Carotidendrüse (*c.d*) roth. *g.h* Musc. geniohyoideus; *r* Musc. rectus abdominis; *m* Vordere mediale Portion des letzten Muskels (DUGÈS). *t* Schilddrüse und *e* Epithelkörperchen in ihrer Lagebeziehung zu einander und zu dem Kiemenskelet und den Kiemenarterien.
- Fig. 2. Kopf und Hals einer jungen 2,1 cm langen *Rana esculenta*, kurz nach der Metamorphose, von der ventralen Körperfläche aus gesehen. Haut und Musc. mylohyoideus entfernt. Schilddrüse (*t*), Epithelkörperchen (*e*) und Kiemenreste (*K*), rechts nach Entfernung des Musc. sternohyoideus (*st.h*) und omohyoideus (*o.h*) in ihrer Beziehung zu Gefäßen und Nerven, links ihre Lagerung zur Muskulatur. *g.h* Musc. geniohyoideus; *L* Larynx; *a.p* Arteria pulmonalis; *n.h* Nerv. hypoglossus.
- Fig. 3. Kopf und Hals einer alten *Rana esculenta* von 7 cm Körperlänge; wie Fig. 2. Kiemenreste (*K*) und Epithelkörperchen (*e*) etwas nach vorn gerückt.
- Fig. 4. Horizontalschnitt durch die vordere Körperhälfte einer 13 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta* (vierzehn Tage nach dem Verlassen des Eies). Der Schnitt ist tief gelegt, ventral von der Mundhöhle. *c.br* Zungenbeinkörper; *p.c* Querschnitt durch seinen hinteren ventralen Fortsatz; *t* Schilddrüse in Theilung begriffen, vor diesem Fortsatz; *e* knospenförmige Anlage der Epithelkörper zwischen erstem und zweitem, sowie zwischen zweitem und drittem Kiemenbogen an dessen ventralen Enden; *c.d* epitheliale Anlage der Carotidendrüse; *a.b* Kiemenarterie.

- Fig. 5. Querschnitt durch den hinteren Kopftheil einer Kaulquappe von *Rana esculenta* (20 mm Länge). *e* Epithelkörper, links: mit seinem Mutterboden noch in Verbindung, rechts: abgeschnürt; *b*<sub>1</sub> erster Kiemenbogen; *c.h* Zungenbeinkörper; *ch.o* Chorda dorsalis; *g* Ganglion.
- Fig. 6. Horizontalschnitt wie Fig. 4 von einer Kaulquappe von *Rana esculenta* (20 mm lang). Schilddrüse in zwei Hälften getheilt. *c.d* epitheliale Anlage der Carotidendrüse zwischen der ersten Kiemenarterie (*a*<sub>1</sub>) und der ersten Kiemenvene (*v*<sub>1</sub>); *e* Anlage der Epithelkörperchen in Abschnürung begriffen, links ist das hintere schon abgeschnürt.
- Fig. 7. Die linke Epithelknospe der Fig. 5 bei starker Vergrößerung, Anlage eines Epithelkörperchens.
- Fig. 8. Durchschnitt durch ein Epithelkörperchen von einer 25 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*, bei starker Vergrößerung.
- Fig. 9. Durchschnitt eines Epithelkörperchens von einer jungen 2,5 cm langen *Rana esculenta*.
- Fig. 10. Durchschnitt eines Epithelkörpers vom erwachsenen Triton taeniatus.
- Fig. 11. Querschnitt durch den hinteren Kopftheil einer Kaulquappe von *Rana esculenta* (7 mm lang), zur Darstellung der Entwicklung des paarigen postbranchialen Körpers (*p*). *l* Aditus laryngis, 2, 3 und 4 die betr. Kiemenbogen. *a.K* hinterster äußerer Kiemenfortsatz; *a* Aortenwurzeln; *g* Ganglion.
- Fig. 12. Schnitt durch einen postbranchialen Körper von einer 12 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*.
- Fig. 13. Seitlicher Sagittalschnitt der vorderen Körperhälfte einer 12 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta* zur Darstellung der epithelialen Anlage der Carotidendrüse (*c.d*); *a*<sub>1</sub> erste Kiemenarterie (Querschnitt), an der Stelle, wo sie in den ersten Kiemenbogen eintritt; *v*<sub>1</sub> Querschnitt der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene, wo sie diesen Bogen verläßt. Vergleiche den Horizontalschnitt Fig. 6, der einem etwas älteren Stadium entspricht. *th* Thymusanlage, schon abgeschnürt, der vorderen Fläche des Ganglion facialis (*g.f*) anlagernd. *H* Zungenbeinbogen (Knorpel). *I, II, III, IV* Knorpel der betr. Kiemenbogen. *n* Nasengrube.
- Fig. 14. Die epitheliale Anlage der Carotidendrüse von Fig. 13 bei starker Vergrößerung. *K.v*<sub>1</sub> erste Kiemenvene; *K.a*<sub>1</sub> erste Kiemenarterie; *c.d* Epithelknospe der Carotidendrüse.
- Fig. 15. Querschnitt durch den mittleren Kopftheil einer großen Kaulquappe von *Rana esculenta*, welche im Beginn der Metamorphose steht. Die vorderen Extremitäten sind gerade durchgebrochen. Die dorsal vom Lumen der Mundhöhle (*i*) gelegenen Theile sind weggelassen. Schilddrüse (*t*), Epithelkörper (*e*) und erste Andeutung zur Entstehung ventraler Kiemenreste (*e.K*) in Form einer soliden Wucherung des ventralen Endes der Kiemenhöhle (*e.b*). *i.k* innere Kiemenbüschel; *a.b*<sub>2</sub> zweite Kiemenarterie; *h* Knorpel des Hyoidbogens; *K, K,* Knorpel des ersten und zweiten Kiemenbogens; *c.h* hinteres getheiltes Ende des Zungenbeinkörpers.
- Fig. 16. Kombirter Querschnitt des Kopftheils einer jungen *Rana esculenta*, die gerade den Schwanz verloren hat, somit am Ende der Metamorphose steht (kombinirt aus einer Serie von 25 Schnitten bei einer Schnittdicke von  $\frac{1}{50}$  mm). Dorsal vom Lumen der Mundhöhle ge-

legene Theile weggelassen. Die Schnitte, die innerhalb des Bereichs der obliterirenden Kiemenhöhle (*c.b*) liegen, sind kombinirt zur Veranschaulichung der Bildung von Kiemenresten (*K*<sub>1</sub> links). Rechts zeigt *v* den Theil der obliterirenden Kiemenhöhle an, wo die ventralen (*Rana*), *m* den Theil, wo die mittleren (*Bufo*, *Hyla*, *Bombinator*) Kiemenreste sich bilden. Die Epithelkörperchen (*e*) sind in die Masse der obliterirenden Kiemenhöhle hineingezeichnet, liegen eigentlich gerade davor, würden also im Bild von jener gedeckt.

Zur Darstellung der gegenseitigen Lagebeziehungen von Schilddrüse (*t*), Kiemenresten (*K*), Epithelkörperchen (*e*), Carotidendrüse (*c.d*), postbranchialem Körper (*p*) und Thymus (*th*), *u* Rest der Kopfinnere; *st.h* Musc. sternohyoideus; *h.g.* Musc. hyoglossus; *L* Kehlkopfeingang.

Fig. 17. Kombinirter Schnitt der gleichen Gegend wie Fig. 16, von einer jungen *Rana esculenta* von 2,1 cm Körperlänge, sechs Wochen nach der Metamorphose. Bezeichnungen wie bei Fig. 16. *K.v* die mächtig entwickelten ventralen Kiemenreste, *m* die spärlichen, im Verschwinden begriffenen mittleren Kiemenreste, welche bei *Bufo*, *Hyla* und *Bombinator* sich mächtiger entwickeln.

Fig. 18. Kombinirter Querschnitt aus dem Kopftheil einer Kaulquappe von 7 mm Länge. Die rechte Seite zeigt die Theile im Bereich des Hyoidbogens, die linke weiter hinten gelegene Theile, im Bereich des ersten Kiemenbogens. Darstellung der beiden Thymusknospen *th*<sub>1</sub> und *th*<sub>2</sub>; *V* Ganglion nerv. trigemini; *g.f* Ganglion nerv. facialis; *a.b*<sub>1</sub> erste Kiemenarterie; *v.b*<sub>1</sub> erste Kiemenvene; *h* Hyoidbogen; *K*<sub>1</sub> erster Kiemenbogen; *v.j* Jugularvene.

Fig. 19. Medianer Sagittalschnitt der vorderen Körperhälfte einer 8 mm langen Larve von *Rana esculenta*. Lagebeziehung der medianen Schilddrüsenanlage (*t*) zum Kiemenarterienstamm (*a.b*); *h.p* Leber; *v.c* Herzschlauch.

Fig. 20. Schnitt durch die Thymus einer 17 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*. *M.e* Marks substanz, zum großen Theil aus Epithelzellen bestehend; *R.l* Rindensubstanz, die Epithelzellen der Anlage durch Massen von Rundzellen aus einander gedrängt; *v* Arterie, in einer intermediären Zone sich vertheilend.

Fig. 21. Elemente der Thymus von *Rana esculenta* und *temporaria* aus verschiedenen Entwicklungsstadien und im Alter. (S. Berichtigung pag. 382.)

- a) *Rana esculenta*. Larve 20 mm lang. α) Epithelzellen der Thymus; s rothe Blutkörperchen.
- b) *Rana temporaria*. Larve 25 mm lang. β) Rundzellen der Thymus,
- c) *Rana esculenta* in Metamorphose,
- d) - - nach Schwanzverlust (2 cm lang),
- e) - - 2,3 cm lang,
- f) - - 7 cm lang,
- g) - *temporaria* 6 cm lang,
- h) - - 5,5 cm lang, ε Epitheleyste der Thymus.

Fig. 22. Verschiedene Formen der Einschaltung der Tritonenschilddrüse in den venösen Kreislauf, von der ventralen Körperfläche aus gesehen.

*c.c* Carotis communis; *c.d* Carotidendrüse; *c.i* Carotis interna;



*c.e* Carotis externa; *v.j.e* Vena jugularis externa; *t* Schilddrüse;  
*a* und *b* Triton alpestris (altes Exemplar),  
*c* und *d* Triton taeniatus,  
*e* entspricht *b* von der Seite gesehen.

Die Pfeile zeigen die Richtung des venösen Blutstromes nach dem Herzen zu.

- Fig. 23. *a*, *b* und *c* Arterienbogen der linken Seite von drei Exemplaren von Triton alpestris mit Schilddrüse und angelagerten Epithelkörpern. Letztere bei *a* und *b* von den Arterienbogen direkt Äste empfangend (*v*), bei *c* von der Carotis externa versorgt (*v*); *tr* Truncus arteriosus; *A* Aortenwurzel; *I*, *II*, *III*, *IV* die betr. Arterienbogen; *c.d* Carotidendrüse; *c.i* Carotis interna; *c.e* Carotis externa; *a.p* Arteria pulmonalis; *e.k* Epithelkörper; *t* Schilddrüse.
- Fig. 24. Arterienbogen der linken Seite einer Salamandra maculata mit Epithelkörpern (*e.k*) und Thymus *th*. Bezeichnungen wie Fig. 23.
- Fig. 25. Arterienbogen der linken Seite mit Epithelkörpern von Triton taeniatus. Bezeichnungen wie Fig. 23.
- Fig. 26. Arterienbogen der linken Seite mit Epithelkörpern von Triton cristatus. Bezeichnungen wie Fig. 23.
- Fig. 27. Querschnitt durch den Kopftheil eines achtzehn Tage alten Embryo von Triton taeniatus zur Darstellung der unpaaren Anlage der Schilddrüse (*t*); *g.f* Ganglion des Facialis; *a.b* Kiemenarterien, die aus der Theilungsgabel des S-förmig gekrümmten Herzschlauchs hervorgehen (<sup>50/1</sup>).
- Fig. 28. Tiefer Horizontalschnitt des Kopfes einer 22 Tage alten Larve von Triton taeniatus, dieselbe hat seit zwei Tagen das Ei verlassen; *i* Mundhöhle; *c* Herzschlauch; *t* gerade abgeschnürtes Schilddrüsenbläschen, in der vorderen Theilungsgabel gelagert; *pr*. Perikardialhöhle (<sup>50/1</sup>).
- Fig. 29. Querschnitt durch den mittleren Kopftheil einer Larve von Triton taeniatus, vier Tage nach dem Verlassen des Eies; Schilddrüsenanlage (*t*) abgeschnürt und in Theilung begriffen; *h* Knorpel des Hyoidbogens; *k<sub>1</sub>* Knorpel des ersten Kiemenbogens; *e.b* noch zusammenlagernde doppelte Epithellamelle des vorderen Theils der späteren Kiemenhöhle; *o.p* vorderer Theil des späteren Kiemendeckels; *m.h* Anlage des Musc. mylo-hyoideus. Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 27 (<sup>50/1</sup>).
- Fig. 30. Querschnitt des Kopfes von einer Triton taeniatus-Larve, sechs Tage nach dem Ausschlüpfen. Die Schilddrüsenanlage (*t*) ist getheilt und die Hälften sind aus einander gerückt; *h* Hyoidbogen; *K<sub>1</sub>*, *K<sub>2</sub>* Knorpel des ersten und zweiten Kiemenbogens; *e.b* die Doppellamelle der Fig. 29 aus einander gewichen zur Kiemenhöhle; *p.k* hinterer Fortsatz der Zungenbeincopula; *os* uro-hyal (DUGÈS), vor welchem die Theilung der Schilddrüsenanlage erfolgt. *st.h* Musc. sternohyoideus. *g.h* Musc. geniohyoideus. Sonstige Bezeichnungen wie bei Fig. 27 und 29.
- Fig. 31. Querschnitt durch den hinteren Kopftheil eines 7 mm langen Embryo von Siredon pisciformis zur Demonstration der vierten Thymusknospe (*th<sub>4</sub>*), die mit dem Ganglion nerv. vagi (*g*) zusammenhängt; *p* Anlage des nur links vorhandenen postbranchialen Körpers; *a.l* Aditus laryn-

gis; *s.p*<sub>4</sub> noch nicht durchgebrochene vierte Kiemenspalte; *i* Mundhöhle; *c* Herz; *m* Muskelquerschnitte.

- Fig. 32. Die zweite Thymusknospe eines Siredonembryo von 9,5 cm Länge, bei starker Vergrößerung. Die Knospe steht kurz vor der Abschnürung.
- Fig. 33. Querschnitt durch den hinteren Kopftheil eines ausgeschlüpften Siredon pisciformis (1 cm lang). Vgl. Fig. 31. *th*<sub>4</sub> vierter abgeschnürter Thymuskörper; *g* Vagusganglion; *p* postbranchialer Körper gerade abgeschnürt; 2, 3, 4 die betreffenden Kiemenbogen. Sonstige Bezeichnungen wie Fig. 31.
- Fig. 34. Seitlicher Sagittalschnitt, aus vier Schnitten kombinirt von einem 11 mm langen Siredon pisciformis, zur Demonstration der fünf abgeschnürten Thymuskörper (*t*<sub>1-5</sub>); *H* Knorpel des Hyoidbogens; *I-III* die Kiemenbogenknorpel; *g.g* Ganglion des Trigeminus.

#### Berichtigung einiger Tafelbezeichnungen:

Taf. XI Fig. 14 *T*<sup>1</sup>*K.a*<sup>1</sup> soll heißen: *K.a*<sup>1</sup>.

Taf. XII Fig. 21: Die Buchstabenbezeichnungen der einzelnen Zellgruppen sind unrichtig nach Text pag. 346 und nach Figurenerklärung pag. 380 unten:

*a* soll heißen *b*,

*b* - - *g*,

*c* - - *h*,

*d* - - *a*,

*e* - - *c*,

*f* - - *d*,

*g* - - *e*,

*h* - - *f*.

Taf. XIII Fig. 30 *k.g* soll heißen: *st.h* d. i. Musc. sternohyoideus, vgl. Text pag. 360.

Fig 5

Fig 5



Fig 6

Fig 3



Fig. 13.



Fig 8

Fig 8





Fig. 12.



Fig. 11.



Fig. 28.

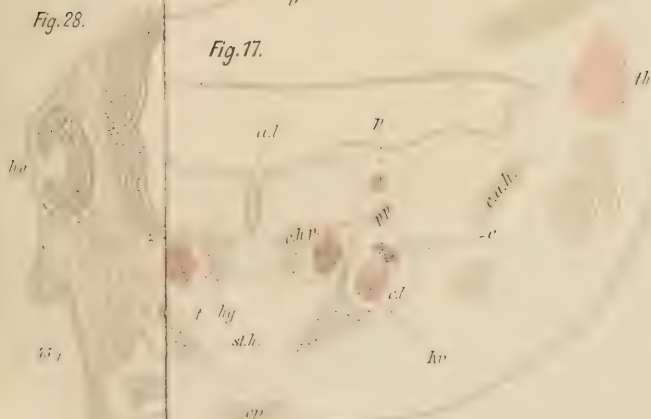


Fig. 17.

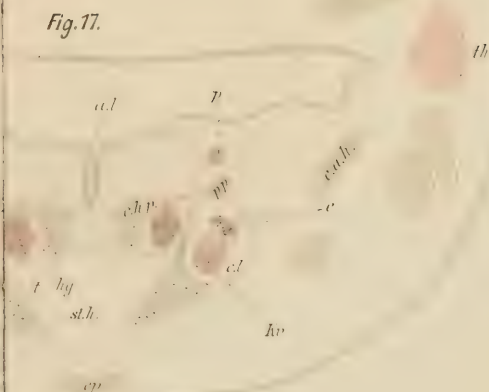


Fig. 12.



Fig. 18.

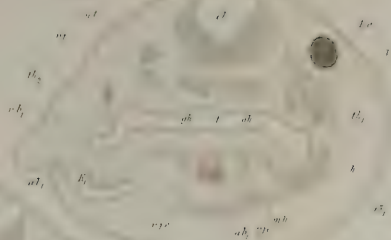


Fig. 13.

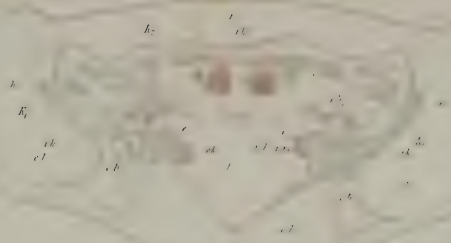


Fig. 11.

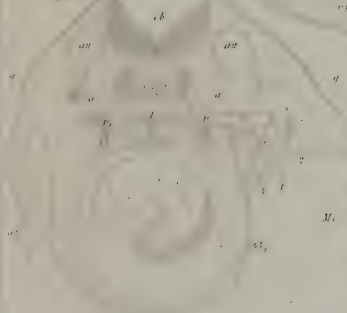


Fig. 20.

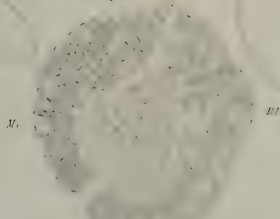


Fig. 16.

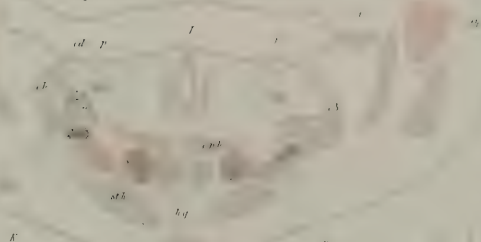


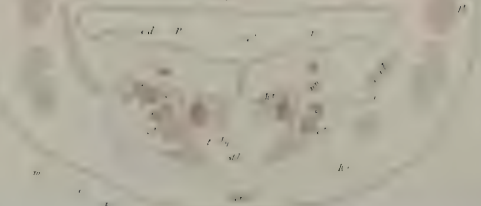
Fig. 28.



Fig. 21.



Fig. 17.





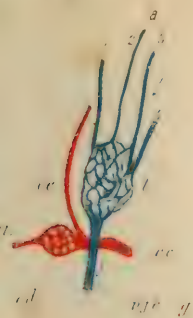


Fig. 34.

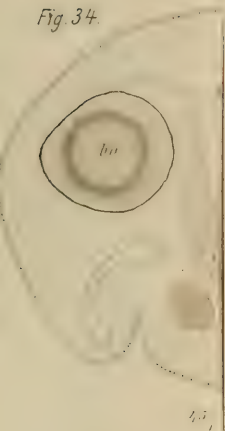
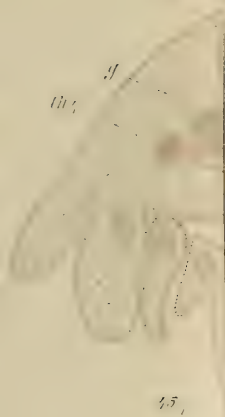


Fig. 33.



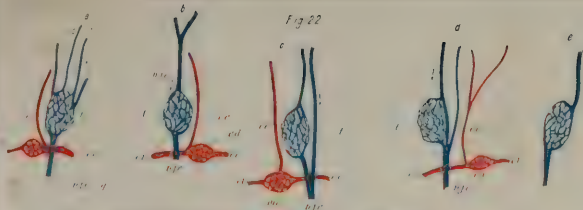


Fig. 32

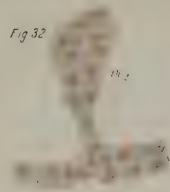


Fig. 34



Fig. 27



Fig. 31



Fig. 33

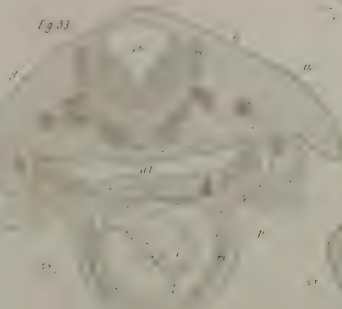


Fig. 29

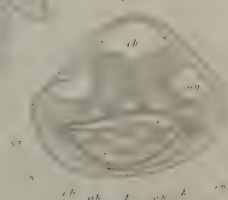


Fig. 30



## Die Kiemen und ihre Gefäße bei Urodelen und Anuren.

Mittheilung von **Dr. Fr. Maurer.**

Wenn in der vorhergehenden Arbeit die Verhältnisse der Ausbildung und Rückbildung der Kiemen bei Anuren besprochen wurden, so ist es selbstverständlich, dass dabei auch die Gefäßverhältnisse dieser Theile zur Beobachtung kamen. Diese Dinge überschritten die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, wurden aber zur genaueren Besprechung für die nächste Zeit in Aussicht genommen. Die leitenden Gesichtspunkte und die Resultate will ich, so weit bis jetzt möglich, im Folgenden kurz zur Kenntnis bringen.

Seither wurden stets die Anuren und Urodelen in Betreff ihres Kiemenapparates für so grundverschieden gehalten, dass man nirgends auch nur einen Versuch findet, die beiden Amphibiengruppen in dieser Beziehung mit einander näher zu vergleichen.

Über die Gefäßverhältnisse bei Urodelen sind wir durch die Arbeiten von BOAS (Morph. Jahrbuch. Bd. VII und VIII) unterrichtet. Auch die Gefäße der Anuren werden dort behandelt, aber leider nur von dem Stadium an, in welchem die Larve schon den Apparat der inneren, d. h. in dem Kiemensack eingeschlossenen Kiemen besitzt. Die frühesten Stadien finde ich nur bei RUSCONI in der klassischen Schrift *Développement de la grenouille commune*, Milan 1826. Dort ist, so weit man die Verhältnisse bei Lupenvergrößerung beurtheilen kann, das Bestmögliche geleistet, doch genügt dies für die heutige Fragestellung nicht mehr.

Wenn wir bei Urodelenlarven (*Salamandra*, *Triton*) sahen, dass nicht die ganze Kiemenarterie in die äußeren Kiemen eintritt, sondern dass die drei vorderen Kiemenarterien vorher je einen Ast abgeben, welcher sich direkt in die Kiemenvene des gleichen Bogens ergießt, so fragt sich zunächst, ob bei den Anurenlarven in der Zeit, wo sie äußere Kiemen besitzen, nicht ein ähnliches Verhältnis besteht. Dies ist der Fall.

Bei Larven von *Rana temporaria*, die eine Länge von 6,0 mm besitzen, zeigen sich an den beiden ersten Kiemenbogen bereits kurze verzweigte äußere Kiemen, an dem dritten Bogen besteht nur ein kleiner Stummel. Die drei Kiemenarterien theilen sich jede in zwei Äste, von welchen der eine in die äußere Kieme tritt und sich dort verzweigt, der andere aber sich direkt in die Kiemenvene ergießt, d. h. sich mit der aus der äußeren Kieme kommenden Vene vereinigt. Dieses Stadium entspricht genau dem bleibenden Zustand bei Urodelenlarven.

Wo entwickeln sich nun die inneren Anurenkiemen? Gerade an der Strecke, den die direkte Anastomose von ihrem Abgang von der Kiemenarterie bis zu ihrem Eintritt in die äußere Kiemenvene



durchläuft. Der Zustand, der bei Urodelen den bleibenden darstellt, ist also bei Anurenlarven nur ein vorübergehender. Es stellen die Urodelen einen ursprünglicheren Zustand dar als die Anuren, weil sich bei letzteren aus dem primär vorhandenen Zustand sekundär ein bleibender entwickelt, der bei Urodelen nicht zur Ausbildung kommt.

Diese Auffassung wird bestätigt durch das Verhalten, welches der primäre Kiemenapparat im weiteren Verlauf zeigt. Bei Anuren werden die äußeren Kiemen sehr früh vollständig rückgebildet; bei Urodelen erst während der Metamorphose. Die Kiemenplatten der Urodelenlarven bilden sich ebenfalls bei der Metamorphose zurück, hinterlassen aber, indem sie sich zusammenlegen und ihren Zusammenhang mit der Schlundhöhle und der äußeren Haut aufgeben, konstant epithelial gebaute Reste in Form kleiner ovaler Epithelkörperchen, die den bleibenden Arterienbogen anliegen. Synchroon mit diesen entsteht die Carotidendrüse. Diese Epithelkörperchen, sowie die Carotidendrüse nun treten bei Anurenlarven in sehr früher Larvenperiode auf, zur Zeit, wo sich die inneren Kiemen entwickeln; und zwar entstehen sie ventral von diesen. Es entwickeln sich somit die inneren Anurenkiemen zwischen der Kiemenplatte und den äußeren Kiemen der Urodelen in der intermediären Zone, die durch den Verlauf der direkten Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene bei Urodelen dargestellt ist. — Für die Homologie der inneren Kiemenvene bei Anuren mit der bezeichneten Anastomose bei Urodelen spricht auch die Thatsache, dass beide zum bleibenden Gefäßbogen nach der Metamorphose werden.

Die Kiemenvene der älteren Anurenlarve, welche später zum bleibenden Arterienbogen wird, stellt zugleich den ontogenetisch primär angelegten Gefäßbogen dar. Er tritt nur sehr kurze Zeit mit der vom Herzen kommenden Kiemenarterie in direkte Verbindung. Mit der Ausbildung der inneren Kiemen hört die ventrale Kommunikation auf, um erst bei der Metamorphose sich wieder herzustellen.

Zur Bekräftigung der geschilderten Beziehungen musste auch die allererste Entwicklung der Kiemenarterienbogen bei Urodelen, sowie bei Anuren untersucht werden. Hierbei fand sich eine auffallende Differenz. Während bei Anurenlarven der Gefäßbogen des späteren ersten Kiemenbogens das stärkste Gefäß in der Anlage darstellt und zuerst mit dem Herzschlauch in Verbindung tritt, bildet sich bei Urodelen zuerst ein mächtiger Gefäßbogen im Kieferbogen aus, und mit diesem vereinigt sich zuerst die Herzanlage. Bei Tritonlarven kommt es am Kieferbogen sogar zur Bildung einer äußeren Kieme, indem sich in den bekannten früh verschwindenden Bartfaden eine Gefäßschlinge von diesem ersten Kiefergefäßbogen erstreckt. Bei Siredonlarven fehlt eine solche Kiemenbildung, doch besteht auch hier zuerst ein Gefäßbogen im Kieferbogen und kurz danach bilden sich erst, wie bei Tritonen, die Gefäßbogen des ersten bis vierten Kiemenbogens aus. Genauerer hierüber bleibt für die nächste Zeit vorbehalten.

Heidelberg, im November 1887.

# Über *Gonactinia prolifera* Sars, eine durch Quertheilung sich vermehrende Actinie.

Von

**F. Blochmann und C. Hilger.**

---

Mit Tafel XIV und XV.

---

Bei unserem Aufenthalte in Alverstrømmen in der Nähe von Bergen in Norwegen fanden wir gelegentlich die kleine, von M. Sars<sup>1</sup> entdeckte und unter dem Namen *Actinia prolifera* Sars beschriebene Actinie wieder, welche sich regelmäßig durch Quertheilung vermehrt. Bei dem großen Interesse, das diese Art der Fortpflanzung bei den Actinien hat, war es natürlich, dass wir bestrebt waren, den Vorgang genauer zu untersuchen. Leider konnten wir unsere Beobachtungen nicht längere Zeit fortsetzen, da es uns erst in der letzten Woche unseres Aufenthaltes gelungen war, sie aufzufinden. Wir konservirten darum möglichst viele Thiere, um zu Hause die Beobachtungen zu ergänzen und besonders auch um die systematische Stellung des Thieres durch genaue Untersuchung der Septenanordnung zu bestimmen.

Nach einigen Angaben über das Vorkommen etc. wollen wir eine Beschreibung des Thieres und seines anatomischen Baues geben, und dann den Theilungsvorgang schildern.

Die Actinie fand sich in der nächsten Nähe von Alverstrømmen bei einer kleinen Insel, Fladholmen, in einer Tiefe von etwa zwei

---

<sup>1</sup> M. Sars, Beskrivelser og Jagtagelser over nogle mørkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr etc. Bergen 1835. pag. 11. Da dieses Werk von M. Sars sehr selten ist, so halten wir es für zweckmäßig, die Beschreibung, die er von unserer Actinie giebt, in Übersetzung nebst Kopien seiner Figuren unserem Aufsatz anzufügen. cf. pag. 399.

bis drei Faden ziemlich häufig auf den Schalen von *Modiolaria*, sowohl auf leeren, als auch auf solchen, die noch das Thier enthielten, in Gesellschaft von *Eudendrium capillare* Ald. Die Zeit war Mitte Oktober.

M. Sars hat sie im Bergensfjord, bei Glesvaer und Florø beobachtet.

Später (1849)<sup>1</sup> fand er sie bei Tromsø in zehn bis zwanzig Faden Tiefe zwischen Nulliporen und bei Hammerfest, wo sie recht häufig sein soll, in derselben Tiefe auf *Delesseria sinuosa* und errichtete nun für sie eine neue Gattung *Gonactinia*.

Ferner wurde sie 1859 im Korsfjord und Herløfjord (beide etwa zwei Meilen von Bergen) in einer Tiefe von zehn bis dreißig Faden mit *Edwardsia tuberculata* zusammen beobachtet<sup>2</sup>.

Nach diesen Angaben scheint also unsere Actinie an der norwegischen Küste recht verbreitet zu sein; um so auffallender muss es erscheinen, dass keine neueren Angaben über dieselbe vorliegen, da gerade die norwegische Küste zu den häufiger von fremden Zoologen besuchten Gebieten gehört, und überhaupt — besonders durch die Bemühungen der einheimischen Gelehrten — einer der am besten durchforschten Meerestheile ist.

Die Beschreibung, welche M. Sars von *Gonactinia* giebt, lässt, was die äußeren Verhältnisse und die Theilung anlangt, an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig. Dass er die Zahl und Anordnung der Septen nicht vollständig erkannt hat, erscheint natürlich, da sich diese Verhältnisse nur auf guten Durchschnitten genau feststellen lassen. Die Beschreibung, welche wir nachstehend geben, ist darum in Bezug auf die gröberen Verhältnisse im Wesentlichen eine Wiederholung der bereits von Sars festgestellten Befunde.

*Gonactinia prolifera*<sup>3</sup> hat einen cylindrischen Körper; die Fußscheibe ist etwas verbreitert. Das Vorderende trägt einen Kranz von sechzehn Tentakeln, die in zwei alternirenden Reihen stehen.

<sup>1</sup> M. Sars, Beretning om en i Sommeren 1849 foretagne Zoologisk Reise i Lofoten og Finmarken. Nyt. Magazin f. Naturvidensk. Bd. VI. 1851. pag. 142.

<sup>2</sup> Koren, Indberetning til Collegium academicum over en på offentlig Bekostning foretagne Zoologisk Reise i Sommeren 1859. Nyt. Magaz. f. Naturvidensk. Bd. IX. 1857. pag. 93.

<sup>3</sup> Die Vermuthung von Andres (Le Attinie, Fauna und Flora des Golfes von Neapel. IX. 1884. pag. 362—363), dass *Gonactinia* eine Jugendform irgend einer anderen Art sei, ist wohl nicht richtig, da die Thiere schon weit entwickelte Geschlechtsprodukte enthalten.



Die Tentakel erreichen im ausgestreckten Zustand etwa die Länge des Körpers. Sie können sich bedeutend verkürzen, wobei ihr Epithel sich runzelt, sind jedoch nicht vollständig einziehbar: eben so wenig kann sich der Rand der Mundscheibe über sie hinwegschlagen. Auch der Körper selbst ist nur in beschränktem Maße kontraktile. Die Mundscheibe, welche ein wenig vorgestülpt werden kann, ist gewöhnlich fast eben; der Mund ist schlitzförmig wie gewöhnlich. Die Farbe ist hell fleischroth, die Körperwandung stark durchscheinend, so dass das weißliche Schlundrohr in seiner ganzen Ausdehnung durch das Mauerblatt hindurch leicht wahrgenommen werden kann.

Von den Septen sind nur die vier Genitalsepten deutlich von außen zu bemerken; die anderen sind zum Theil so schmal, dass sie nicht mit Sicherheit erkannt werden.

Die Länge des Thieres beträgt im ausgestreckten Zustand bis zu 5 mm, im zusammengezogenen etwa 2—3 mm. Den histologischen Bau haben wir nicht weiter berücksichtigt, da wir uns auf die Untersuchung von konservirten Thieren beschränken mussten. Wir gehen darum gleich zur Schilderung der Septen und ihrer Anordnung über.

Die Septen sind von zweierlei Art: große, Makrosepten, und kleine, Mikrosepten. In ihrem Verlaufe weisen sie unter einander sehr bedeutende Verschiedenheiten auf, stimmen aber darin überein, dass alle mit ihrer Basis bis nahe in die Mitte der Fußscheibe vorragen.

Septalstomata scheinen nicht vorhanden zu sein, wenigstens gelang es nicht, solche auf Schnitten nachzuweisen.

Eben so fehlen die Acontien.

Die Zahl der Scheidewände beträgt sechzehn. Davon sind acht mit dem Schlundrohr seiner ganzen Länge nach verwachsen; die übrigen acht erreichen dieses nicht und inseriren sich an der Mundscheibe.

Von den mit dem Schlundrohr verwachsenen Scheidewänden verlaufen längs der beiden Schlundrinnen je zwei, die Richtungssepten. Diese nehmen, sobald sie außer Verbindung mit dem Schlundrohr treten, was, da die Schlundrohrzipfel tief herabhängen, erst ziemlich weit unten der Fall ist, etwas an Breite ab, verbreitern sich dann aber in nächster Nähe der Fußscheibe wieder rasch. Dies ist der Fall bei den nicht geschlechtsreifen und bei den in Theilung begriffenen Thieren. Bei den letzteren wiederholen sich überhaupt in

jedem Theilindividuum immer genau die Verhältnisse, wie sie sich bei den nicht geschlechtsreifen Exemplaren finden.

Bei den geschlechtsreifen Thieren zeigt sich in so fern ein Unterschied im Verlaufe dieser Septen, als deren freier Theil keine Abnahme, sondern eine Zunahme der Breite zeigt und mit Mesenterialfilamenten ausgestattet ist.

Die vier anderen Makrosepten sind in allen Fällen, bei den geschlechtsreifen wie bei den nicht geschlechtsreifen Thieren, mit Mesenterialfilamenten versehen und enthalten bei den ersteren die Geschlechtsprodukte. In ihrem freien Verlauf zeigen sie eine, besonders bei den geschlechtsreifen Thieren, bedeutendere Breite.

Bei den noch nicht geschlechtsreifen Thieren sind die acht Mikrosepten wenig vorspringende Lamellen, welche, an der Mundscheibe beginnend, bis in die nächste Nähe der Fußscheibe ihre Breite kaum ändern, dann aber rasch breiter werden und sich als niedere Wülste auf die Fußscheibe fortsetzen.

Bei der geschlechtsreifen *Gonactinia* wiederholen von den acht kleinen Scheidewänden nur sechs diese Verhältnisse. Zwei, von denen je eine beiderseits zwischen den Genitalsepten steht (Fig. 6 *III*), haben einen anderen Verlauf. Sie beginnen an der Mundscheibe als schmale Bänder, nehmen in ihrem Verlauf erst allmählich und ganz in der Nähe der Fußscheibe sehr rasch an Breite zu. Außerdem sind sie noch in ihrem letzten Viertel mit Mesenterialfilamenten ausgerüstet.

Die Muskulatur der Septen ist im Allgemeinen wenig entwickelt und darum bilden die Longitudinalmuskeln auch keine erhebliche Verdickung.

Die Längsmuskelfasern sind sehr fein. Die sie tragende Stützelamelle hat stärkere Einfaltungen nur in der Nähe der Mundscheibe (Fig. 5, Fig. 13 *Lm*). Querschnitte aus dieser Region zeigen die bekannten dendritischen Verzweigungen ziemlich ausgeprägt; auf tieferliegenden Schnitten werden sie allmählich flacher und sind schließlich auf Schnitten aus der Nähe der Fußscheibe (Fig. 12 *Lm*) zu ganz schwachen Vorsprüngen geworden.

Die transversalen Muskeln bieten nichts Bemerkenswerthes; eben so wenig der Parietobasilar-muskel, welcher sich auf der Seite der Transversalmuskeln etwa bis zur halben Höhe des Mauerblattes erstreckt.

Die Gruppierung der Septen bei *Gonactinia* ist eine recht eigenenthümliche. Es finden sich analoge Verhältnisse bei keiner bis jetzt beschriebenen Actinie.

Von einem Richtungsseptenpaare, das wir das dorsale nennen

wollen (Fig. 5, 6, 7 *I* [*DR*]), ausgehend, trifft man beiderseits auf je zwei Mikrosepten (*I*, *II*). Es folgt je ein Genitalseptum (Makroseptum) (2), hierauf ein Mikroseptum (*III*), dann wieder ein Genitalseptum (3), weiter ein Mikroseptum (*IV*) und schließlich die beiden ventralen Richtungssepten (4 [*VR*]).

Von den acht Taschen, welche durch die Makrosepten gebildet werden, enthalten demnach zwei je zwei Mikrosepten, vier je ein, und zwei, die von den Richtungssepten begrenzten, kein solches.

Zur besseren Veranschaulichung der Septenstellung auch mit Rücksicht auf die Vertheilung der Genital- und der Mesenterialfilamente tragenden Mikrosepten möge folgende Formel dienen:

$R-m-G-M-G-m-m-R \mid R-m-m-G-M-G-m-R$ —  
wobei die Richtungssepten mit *R*, die Genitalsepten durch *G*, die Mikrosepten ohne Mesenterialfilamente mit *m* und die mit solchen durch *M* bezeichnet sind.

Eine paarige Anordnung der Scheidewände ist durch ihre Entfernung von einander nicht gegeben. Die Zwischenräume zwischen den Septen sind ungefähr alle gleich groß, besonders in der Nähe der Mundscheibe, wo diese Verhältnisse durch die Kontraktionen der Körperwand weniger beeinflusst werden.

Die Zusammengehörigkeit zweier Septen zu einem Paar lässt sich nur durch die Anordnung der Muskeln bestimmen. Die Richtungssepten tragen zugekehrte Transversal- und abgekehrte Longitudinalmuskeln, die übrigen Paare dagegen, wie dies ja, abgesehen von *Palythoa* (nach den Untersuchungen von KOCH<sup>1</sup> und MÜLLER<sup>2</sup>) bei den Actinien allgemein der Fall ist, zugekehrte Longitudinal- und abgewandte Transversalmuskeln.

Abgesehen von zwei Paaren, die aus kleinen Septen bestehen, treten je ein Mikroseptum mit einem Makroseptum zu einem Paar zusammen.

Es besteht demnach das erste Septenpaar, beiderseits von den dorsalen Richtungssepten aus Mikrosepten (Fig. 5, 6, 7 *I*, *II*), das zweite (2, *III*) und dritte (3, *IV*) aber jeweils aus einem Mikro- und einem Makroseptum.

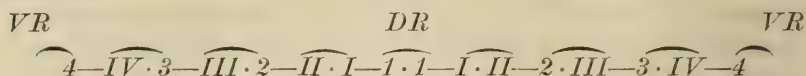
Nachstehende Formel, in der die kleinen Scheidewände durch *I*, *II*, *III*, *IV*, die großen, von der dorsalen Seite beginnend, mit

<sup>1</sup> G. v. KOCH, Notizen über Korallen. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880. pag. 359.

<sup>2</sup> GEORG MÜLLER, Zur Morphologie der Scheidewände bei einigen *Palythoa* und *Zoanthus*. Diss. Marburg 1883.



1—4 bezeichnet sind, möge die Zusammenstellung zu Paaren verdeutlichen:



Die beiden ventralen Richtungssepten haben ihre Muskelwülste dorsalwärts, alle anderen Makrosepten aber ventralwärts gerichtet. Umgekehrt haben die beiden, den dorsalen Richtungssepten zunächst stehenden Mikrosepten, ihre Muskelwülste nach der ventralen, die übrigen Mikrosepten aber sämtlich nach der dorsalen Seite gerichtet.

Es lassen sich demnach gewissermaßen zwei Septensysteme unterscheiden, die einander vollständig gleichen, aber umgekehrt orientirt sind. Das eine derselben besteht nur aus Makrosepten, das andere nur aus Mikrosepten. Jedes derselben zeigt in sich dieselbe Muskelanordnung, wie sie sich bei den Edwardsien findet.

Die Ringmuskellage des Mauerblattes (Fig. 14) entbehrt in ihrem vorderen Verlaufe stärkerer Einfaltungen. Wie erwähnt, mangelt dem Polypen die Fähigkeit, das Mauerblatt über der Mundscheibe zusammenzuziehen, was eben durch das Fehlen des vorderen Ringmuskels bedingt wird.

Eine stärkere Faltenentwicklung der cirkulären Muskellamelle findet sich aber meistens in der Nähe der Fußscheibe (Fig. 13 *w*).

Bei zweien der untersuchten Individuen konnte dieser hintere Ringmuskel, der nach HERTWIG als diffuser zu bezeichnen wäre, nicht nachgewiesen werden. Es scheint demnach, dass sein Vorkommen kein ganz konstantes sei; es könnte jedoch sein Fehlen in den erwähnten Fällen auch nur ein scheinbares, durch die Kontraktionsverhältnisse des Thieres oder die ungünstige Schnittrichtung hervorgerufenes sein. In der bei Weitem überwiegenden Mehrzahl der Fälle war er sicher zu konstatiren.

Bei Thieren, die in Theilung begriffen sind, besitzt nicht nur der hintere, sondern auch bereits der vordere Sprössling diesen Ringmuskel (Fig. 8 *w*). Es scheint sogar, als ob durch sein Auftreten die Theilung eingeleitet würde. Direkt konnte dies zwar nicht beobachtet werden, aber schon in den frühesten Anfangsstadien der Theilung, wenn die Einschnürung des Mauerblattes kaum begonnen, lässt sich beim oberen Theilindividuum das Vorhandensein des hinteren Ringmuskels beobachten.

Eine kräftigere Entwicklung der Ringmuskulatur findet sich ferner an der Mundscheibe. Beim Schlundrohr beginnend, zieht sich rings

um die Mundöffnung eine stärker gefaltete Muskellage bis in die Nähe der Basis der Tentakeln (Fig. 15 *w'* und 8 *w'*).

Bei dem einen der Thiere, bei welchem der hintere Ringmuskel fehlte, war auch der Muskelring um den Mund nicht vorhanden.

Die Längsmuskulatur des Mauerblattes (Fig. 12 und 13 *L*) bietet kaum Besonderes. Die Stützlamelle ist mäßig gefaltet; die Fibrillen sind wie gewöhnlich.

Abweichend entwickelt ist die Längsmuskulatur der Tentakeln (Fig. 9, 10, 11 *m*). Die Muskelfibrillen sind nicht in einer kontinuierlichen Lamelle angeordnet, sondern stehen mehr oder weniger isolirt, entweder ganz oder theilweise in die Stützlamelle eingesenkt (Fig. 10 *m*), oder von dieser vollständig umschlossen (Fig. 10 *lm'*). Letzteres Verhalten findet sich hauptsächlich an der inneren, der Mundöffnung zugekehrten Tentakelseite, woselbst die Muskelfibrillen überhaupt dichter gedrängt stehen, als an der äußeren.

Einige Abweichungen von den beschriebenen Verhältnissen, die beobachtet wurden, mögen noch kurz erwähnt werden.

Zunächst zwei Fälle unregelmäßiger Anordnung der Septen.

Im ersten war ein sonst unvollständiges Septum, entsprechend dem in Fig. 5 mit *II* bezeichneten, am oberen Theil breit, nur ein Stück weit mit dem Schlundrohr verwachsen. Der freie Theil, rasch an Breite abnehmend, war von normaler Beschaffenheit. In einem anderen Falle war eine Vermehrung der Scheidewände und damit Hand in Hand gehend eine solche der Tentakeln eingetreten. Es hatten sich zwischen das zweite Mikroseptum von der dorsalen Seite aus (Fig. 5 *II*) und das erste Genitalseptum (Fig. 5 2) zwei Makrosepten eingeschoben. Auffallenderweise hatten sie abgewandte Längsmuskeln, bildeten demnach weder zusammen ein Paar, noch konnten sie mit den nächststehenden Septen vereinigt werden. Außerdem war der freie Theil mit Mesenterialfilamenten ausgestattet. Dazu kommt ferner noch, dass auch das Schlundrohr an der Insertionsstelle zipfelartig ausgezogen war.

In dem von HERTWIG<sup>1</sup> aufgestellten System lässt sich unsere Actinie nicht unterbringen. Vielleicht würde sie am besten in die Nähe der Zoanthae zu stehen kommen, mit denen sie durch das Vorhandensein von zweierlei Scheidewänden übereinstimmt. Sie ist aber von denselben wieder scharf geschieden durch den Besitz zweier Schlundrinnen. Jedenfalls müsste eine neue Tribus für sie aufge-

<sup>1</sup> R. HERTWIG, Die Actinien der Challengerexpedition. Jena 1882.

stellt werden, wovon wir aber vorerst Abstand nehmen wollen. da möglicherweise durch weitere Untersuchungen noch andere ähnliche Formen bekannt werden.

Da bei der einen Art eine Gattungsdiagnose überflüssig sein dürfte, geben wir hier eine kurze Charakteristik.

### **Gonactinia prolifera M. Sars.**

*Actinia prolifera* M. Sars.

*Gonactinia prolifera* Andres.

Farbe hell fleischroth. Körper durchscheinend, glatt, cylindrisch. Fußscheibe etwas verbreitert.

Mundscheibe mit sechzehn in zwei Reihen angeordneten Tentakeln. Tentakel nicht einziehbar. Mund schlitzförmig; Schlundrohr mit zwei Schlundrinnen. Septenzahl sechzehn: acht Makro- und acht Mikrosepten. Von ersteren sind vier Richtungssepten und vier Genitalsepten; alle Makrosepten sind mit Mesenterialfilamenten ausgerüstet.

Von den Mikrosepten tragen nur die beiden zwischen den Genitalsepten stehenden Mesenterialfilamente. Die Mikrosepten sind so zwischen den Makrosepten vertheilt, dass in die zwei Fächer beiderseits des einen Richtungsseptenpaares je zwei, in die übrigen Fächer, die zwischen den Richtungssepten natürlich ausgenommen, je eines zu stehen kommt. Die Septen sind paarig angeordnet.

Fortpflanzung sowohl geschlechtlich als ungeschlechtlich, durch Quertheilung (selten Knospung).

Vorkommen: Verschiedene Stellen der norwegischen Küste in einer Tiefe von zwei bis zwanzig Faden.

Wie schon Sars beobachtete, trifft man die *Gonactinia prolifera* sehr häufig in Quertheilung. Auch unter der großen Zahl der von uns gesammelten Thiere zeigte mindestens ein Drittel diese für Actinien sonst ungewöhnliche Art der Fortpflanzung.

Wir können also gar nicht daran zweifeln, dass die Vermehrung durch Quertheilung eine ganz regelmäßige Erscheinung bei unserer Actinie ist, was um so mehr auffallen muss, als die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Theilung oder Knospung bei den eigentlichen Actinien im Allgemeinen keine so große Rolle spielt, als bei den nächstverwandten stockbildenden Madreporen. Es hängt dieser Unterschied jedenfalls aufs engste mit dem Vorhandensein oder Fehlen



eines inneren, festen Skelets zusammen, denn zur Bildung von fest-sitzenden Thierstöcken ist das Vorhandensein eines Skelets eine unerlässliche Bedingung. Skeletlose Arten können Stöcke ja nur in der Art bilden, wie wir es bei *Zoanthus* und *Palythoa* sehen, also durch direkt der Unterlage anliegende Stolonen oder flächenhafte Polypare.

Die ersten Anzeichen einer beginnenden Quertheilung bei *Gonactinia* bestehen darin, dass etwas unterhalb der Mitte des Körpers ein Kranz von kleinen, knospenartigen Hervorragungen sichtbar wird, die Anlagen der neuen Tentakel (Fig. 2).

Diese Tentakelknospen zeigen bald deutlich eine zweireihige Anordnung, wie die alten den Mund umgebenden. Zu bemerken ist dabei, dass alle Tentakelanlagen gleichzeitig auftreten und auch ganz gleichmäßig im Wachsthum fortschreiten. Die Tentakel nehmen nun an Länge zu. Es bildet sich für den unteren Theilsprössling eine Mundscheibe und ein Schlundrohr, indem oberhalb des neuen Tentakelkranzes das Mauerblatt ringförmig sich einschnürt und nach innen wächst (Fig. 8).

Durch diesen Process erhält gleichzeitig der obere Sprössling eine Fußscheibe. Wenn die Theilung vollendet ist, löst sich der obere Sprössling los, wir haben dies mehrmals beobachtet, während Sars angiebt, dass er diese Trennung nur künstlich hervorrufen konnte, wobei dann allerdings beide Theile normal weiter lebten.

Einen interessanten Fall hat Sars (Nyt. Mag. 1851) beschrieben. Er fand nämlich drei zusammenhängende Individuen. Davon hatte der obere Sprössling die längsten Tentakel, der untere etwa halb so lange und bei dem mittleren erschienen sie erst als knopfförmige Anlagen. Es ist dieser Zustand jedenfalls so aufzufassen, dass sich ein Thier in der gewöhnlichen Weise theilte und dass der obere Sprössling hierauf anfang sich wieder zu theilen, noch ehe er sich von dem unteren losgelöst hatte. Wir selbst hatten nie Gelegenheit, etwas Ähnliches zu beobachten, und Sars hat unter der großen Anzahl von Individuen, die ihm jedenfalls durch die Hände gegangen ist, diesen Fall auch nur einmal getroffen, was zur Genüge beweist, dass hier ein zufälliges Vorkommnis, nicht etwa eine regelmäßige Erscheinung vorliegt.

Es sind nun bei Actinien verschiedene Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung beobachtet worden. Am häufigsten erscheint, wie zum ersten Male Dicquemare<sup>1</sup> beobachtete, die Vermehrung da-

<sup>1</sup> J. F. DICQUEMARE, A Second Essay on the natural history of the Sea anemonies. Phil. trans. Vol. LXV. pag. 207—248. 1775.

durch stattzufinden, dass von der Basis eines Thieres größere oder kleinere Fragmente der Körperwand sich loslösen und zu neuen Thieren auswachsen. In wie weit dieser Vorgang normal ist, dürfte vielleicht noch etwas fraglich sein, häufig genug scheint er ja vorzukommen, da er von verschiedenen Forschern, die sich mit Actinien beschäftigten, gesehen wurde. In der neuesten Zeit hat ihn ANDRES<sup>1</sup> studirt und als lacerazione bezeichnet. So merkwürdig nun eine solche Art der Fortpflanzung ist, wobei eigentlich beliebige Stücke von dem Körper eines Thieres sich loslösen, um zu selbständigen normalen Individuen sich zu ergänzen, so steht sie doch nicht isolirt da. Denn nach den Beobachtungen von BÜLOW<sup>2</sup> scheint ja bei manchen Süßwasseroligochaeten (*Lumbriculus*) auch ziemlich häufig eine Vermehrung durch einfache Zerstückelung des Körpers zu Stande zu kommen. Auch von Landplanarien wird Ähnliches berichtet. Vielleicht dürfte hierbei auch die bei Coelenteraten nicht gerade seltene Vermehrung durch von der Basis des festsitzenden Thieres ausgehende Stolonen in Betracht zu ziehen sein.

Als zweite Art der ungeschlechtlichen Vermehrung wurde Längstheilung beobachtet, aber auch gerade nicht häufig<sup>3</sup>. Die Theilung scheint sowohl an der Mundscheibe als auch an der Basis beginnen zu können. Ob wir es jedoch hier nicht zum Theil auch mit abnormen, durch zufällige äußere Einflüsse bedingten Theilungen zu thun haben, scheint mir noch nicht hinreichend sichergestellt. Bemerkenswerth ist noch, dass in manchen Fällen die (von der Mundscheibe aus) begonnene Theilung nicht zu Ende geführt wird, so dass sich auf einer Basis zwei Individuen erheben, welche in ihrem oberen Theil vollständig getrennt sind und auch zwei getrennte Mundscheiben, jede natürlich mit besonderem Tentakelkranz und

<sup>1</sup> A. ANDRES, *Intorno alla scissiparità delle attinie*. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. III. pag. 124—148. 1882.

<sup>2</sup> C. BÜLOW, *Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern* (*Lumbriculus variegatus* Gr.). Arch. f. Natg. Jahrg. 49. pag. 1—96. 1882.

<sup>3</sup> Vgl. dazu J. F. DICQUEMARE, l. c. Derselbe: *A third essay on the Sea anemonies*. Ebenda. Vol. LXVII. pag. 56—89. 1777. — J. MACCRADY, *Instance of incomplete longitudinal fission in actinia cavernosa* Bosc. Proc. Elliot Soc. nat. hist. Charlestown. I. pag. 257—278. 1859. J. DALYELL, *Rares and remarkable animals of Scotland*. London 1848. — P. J. VAN BENEDEN, *Rech. s. l. faune littorale de Belgique*. Mém. Acad. Sc. Bruxelles. t. XXXVI. 1867. pag. 188—198. — BENNET, *On a mode of fissiparous reproduction observed in Anthea cereus*. Proc. nat. hist. soc. Dublin. IV. 1867. pag. 208—212. — Mrs. THYNNE (GOSSE), *On the Increase of Madreporae*. Ann. mag. nat. hist. Vol. III. pag. 449—462. 1859.

eigener Mundöffnung besitzen. Es scheint mir, dass diese Vorgänge den Zusammenhang mit den bei den Madreporen so verbreiteten unvollständigen Theilungen nicht verkennen lassen, worauf auch ANDRES (l. c. pag. 142) hinweist.

Was endlich die dritte Art der Vermehrung, die Quertheilung anlangt, so ist dieselbe bei eigentlichen Actinien, außer bei der hier behandelten Art, so weit ich sehen kann, nur in einem Falle beobachtet und zwar von ANDRES (l. c. pag. 141) bei einer *Aiptasia*. ANDRES hatte dabei die Beobachtungen von SARS an *Gonactinia* nicht beachtet, da er glaubte, dass er zum ersten Male diesen Vorgang gesehen habe. Übrigens ist ANDRES der Ansicht, dass es sich in seinem Falle wahrscheinlich nicht um einen normalen Vorgang handelte, da das Thier beim Fangen gelitten hatte und außerdem auch unter ungünstigen Bedingungen gehalten wurde. Wenn die Quertheilung bei dieser *Aiptasia* regelmäßig vorkäme, hätte sie ANDRES wahrscheinlich auch öfter gesehen. Bemerkenswerth ist jedoch, dass er bestimmt das Fehlen von Geschlechtsprodukten bei dem sich theilenden Thiere hervorhebt.

Bei *Gonactinia* ist die Quertheilung auch auf jugendliche Thiere ohne entwickelte Geschlechtsorgane beschränkt, kommt aber jedenfalls ganz regelmäßig vor und gewinnt dadurch an Interesse. Ähnliche Erscheinungen finden sich bei gewissen Madreporen nach den Beobachtungen von SEMPER<sup>1</sup>, so bei *Flabellum variabile* Semper und bei *Fungia* etc. In beiden Fällen wird durch eine Quertheilung der obere Theil des Thieres abgeschnürt, um als selbständiges Individuum weiter zu leben, und zwar zeigen sich dabei gewisse morphologische Unterschiede zwischen dem abgelösten Thier und dem zurückbleibenden Theile des ursprünglichen Individuums, so dass SEMPER einen Generationswechsel annimmt, wobei das untere Individuum, welches mehrere andere, die geschlechtsreif werden sollen, hinter einander abschnürt, als Amme zu betrachten wäre, da es selbst geschlechtslos bleiben soll.

Wir glauben nicht, dass man die Verhältnisse bei *Gonactinia* ähnlich deuten kann, obwohl uns keine direkten Beobachtungen über das Verhalten dieses untersten Thieres vorliegen. Jedenfalls sind morphologische Differenzen nicht vorhanden und erscheint darum —

---

<sup>1</sup> C. SEMPER, Über Generationswechsel bei Steinkorallen und über das M. EDWARDS'sche Wachsthumsgesetz der Polypen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXII. pag. 235—280. 1872.



bis das Gegentheil bewiesen wird — wohl die Annahme gerechtfertigt, dass auch dieses untere Thier schließlich geschlechtsreif wird, so dass in dieser Beziehung der Vorgang mit der ungeschlechtlichen Vermehrung von Hydra, wo auch alle Individuen die Geschlechtsreife erlangen, verglichen werden kann.

Ein besonderes Interesse erhält jedoch diese Art der ungeschlechtlichen Vermehrung durch den von GÖTTE<sup>1</sup> geführten Nachweis, dass die junge Scyphostoma im Princip wie ein Anthozoon gebaut ist. Thatsächlich kann man die Vermehrung der *Gonactinia* durch Quertheilung mit der Abschnürung einer Ephyra von einer monodischen Strobila bis zu einem gewissen Grade vergleichen. In beiden Fällen wird der vordere Theil des Körpers als neues Individuum unter Mitnahme der Tentakel etc. abgetrennt, während der hintere die fehlenden Organe wieder ersetzt. Die regenerirte Scyphostoma kann dann durch eine neue Theilung einer weiteren Ephyra den Ursprung geben; die regenerirte Actinie kann sich in der gleichen Weise wieder theilen. Eine weitere Übereinstimmung finden wir in dem Fehlen der Geschlechtsorgane bei der Scyphostoma sowohl als auch bei den durch Quertheilung sich vermehrenden jungen Actinien. Der Ausdruck »Larve« dürfte auf die noch nicht geschlechtsreifen Thiere der *Gonactinia* wohl nicht anwendbar sein, da sie, abgesehen von dem Mangel der Geschlechtsorgane, mit dem ausgebildeten Thier vollständig in ihrer Organisation übereinstimmen, während ja Scyphostoma und Ephyra mit Recht als Larven angesehen werden. Neben den bedeutenden Ähnlichkeiten, die sich so zwischen der Erzeugung von Ephyren durch Strobilisation der Scyphostoma und der Vermehrung der *Gonactinia* durch Quertheilung ergeben, besteht aber doch auch ein bemerkenswerther Unterschied zwischen beiden Vorgängen. Bei *Gonactinia* sind die durch Quertheilung eines Thieres entstandenen Theilsprösslinge in jeder Beziehung — in ihrem Bau sowohl als in ihrem übrigen Verhalten — vollständig gleich, bei der Entstehung von Ephyren aus der Scyphostoma ist dies jedoch nicht der Fall. Auf die Verschiedenheit im Bau der sich loslösenden Ephyra und des zurückbleibenden Restes der Scyphostoma wollen wir eben so wenig Gewicht legen, wie GÖTTE. Diese sind ja nach den Ausführungen GÖTTE's verständlich.

<sup>1</sup> A. GÖTTE, Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. 1887.

Dagegen scheint uns Folgendes von Wichtigkeit. Die Theilspösslinge von *Gonactinia* verhalten sich auch in so fern vollständig gleich, als beide sich wieder durch Quertheilung vermehren können. Für den oberen Sprössling ist dies direkt beobachtet (SARS l. c.), für den unteren jedenfalls sehr wahrscheinlich. Bei der Ephyrenbildung jedoch ist dies anders, dabei besitzt der obere Sprössling, also die Ephyra, nicht die Fähigkeit, sich noch weiter durch Theilung zu vermehren, während der untere — der Rest der *Scyphostoma* — diese Fähigkeit erhalten hat, da er ja weitere Ephyren durch Quertheilung hervorbringen kann. Wahrscheinlich wird aber bei genauerer Untersuchung auch diese Differenz verschwinden. Denn wie oben schon bemerkt wurde, haben wir bei Exemplaren von *Gonactinia* mit entwickelten Geschlechtsorganen niemals mehr Theilungserscheinungen beobachtet. Die Ephyra geht aber auch direkt der Geschlechtsreife entgegen, so dass in beiden Fällen die Fähigkeit, durch Theilung sich zu vermehren, auf die Jugendstadien beschränkt zu sein scheint.

Trotz der hier hervorgehobenen Unterschiede darf man wohl diese regelmäßige Quertheilung bei Actinien als eine weitere Stütze für die besonders durch die erwähnte Untersuchung GÖTTE's nachgewiesene nahe Zusammengehörigkeit der Anthozoen und Acalephen betrachten. Es wäre nur zu wünschen, dass die noch bestehenden Lücken in unserer Kenntnis von der Fortpflanzung der *Gonactinia* bald ausgefüllt würden, also besonders, dass festgestellt würde, in welcher Weise die Quertheilung mit der geschlechtlichen Fortpflanzung abwechselt und dass letztere selbst noch untersucht würde, wofür allerdings wahrscheinlich ein längerer Aufenthalt an der norwegischen Küste nöthig wäre.

Zum Schlusse wollen wir noch darauf hinweisen, dass neben der häufigen und regelmäßigen Vermehrung durch Quertheilung noch eine andere Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, nämlich die Knospung, sich findet. Allerdings scheint Knospung nur ausnahmsweise vorzukommen, da wir nur einen Fall beobachtet haben.

Das Mutterthier (Fig. 4) hat (im konservirten Zustande) bis zur Mundscheibe eine Höhe von 2 mm, die Knospe eine solche von 0.5 mm und sitzt ungefähr in der halben Höhe dem Mutterthiere seitlich an.

Um eine Theilung in der Richtung der Längsachse kann es sich im vorliegenden Falle nicht handeln, da beide Thiere mit der vollständigen Zahl von Tentakeln ausgerüstet sind.

Das Thier ist äußerlich von den normalen nicht abweichend gebaut; eine anatomische Untersuchung wurde nicht vorgenommen.

Heidelberg, den 23. Juli.

## Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

<i>DR</i> dorsale	} Richtungssepten,
<i>VR</i> ventrale	
<i>ec</i> Ektoderm,	
<i>en</i> Entoderm,	
<i>s</i> Stützlamelle.	

Die Makrosepten sind, von der Dorsalseite anfangend, mit 1, 2, 3, 4, die Mikrosepten mit I, II, III, IV bezeichnet.

Fig. 1. *Gonactinia prolifera* nach Sars. *a* in natürlicher Größe. *b* und *c* vergrößert; ausgestreckte Thiere. *d* vergrößert; ein stark zusammengezogenes Exemplar.

Fig. 2. *Gonactinia prolifera* im Beginne des Theilungsvorganges.

Fig. 3. Ein Thier, bei dem der zweite Tentakelkranz fast ausgebildet ist.

Fig. 4. *Gonactinia* mit seitlicher Knospe.

Fig. 2—4 sind nach konservirten Thieren gezeichnet. Vergrößerung ungefähr siebzehnfach.

Fig. 5. Querschnitt aus der Region des Schlundrohres. *x* Schlundrinnen.

Fig. 6. Querschnitt durch ein geschlechtsreifes ♂ Thier unterhalb des Schlundrohres.

Fig. 7. Querschnitt durch ein nicht geschlechtsreifes Thier unterhalb des Schlundrohres.

Fig. 8. Längsschnitt durch ein in Theilung begriffenes Thier. *w* hinterer Ringmuskel, *w'* oraler Ringmuskel.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Tentakel, *lm* Längsmuskeln.

Fig. 10. Innerer, der Mundöffnung zugekehrter Theil desselben, stärker vergrößert. *lm* Längsmuskeln, *lm'* vollständig in die Stützlamelle eingeschlossene Längsmuskeln.

Fig. 11. Längsschnitt durch einen Tentakel. *lm* Längsmuskulatur. *rm* Ringmuskulatur.

Fig. 12. Querschnitt durch ein Genitalseptum in der Nähe der Fußscheibe. *L* Ektodermale Längsmuskulatur des Mauerblattes. *lm* Längsmuskulatur des Septums. *pbm* Parietobasilararmuskel.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Makroseptum in der Höhe des Schlundrohres. Bezeichnung wie in der vorigen Figur.

Eig. 14. Längsschnitt durch das Mauerblatt. *rm* Ringmuskulatur. *w* hinterer Ringmuskel.

Fig. 15. Radialschnitt durch die Mundscheibe. *w'* oraler Ringmuskel.



Die erste und ausführlichere Mittheilung von M. Sars in: *Beskrivelser og Jagtagelser over nogle mørkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr etc.* Bergen 1835. pag. 11 lautet:

### G. Actinia L.

#### 1. Sp. *Actinia prolifera* nov. sp.

Corpore elongato cylindrico, pallide rubro; tentaculis filiformibus 16 biseriatis longitudine corporis, non retractilibus; basi prolifera.

Wie *Actinia cereus*, so unterscheidet sich auch diese neue und eigenthümliche Art von allen anderen derselben Gattung dadurch, dass sie die Tentakel nicht einziehen und die Körperwand darüber zusammenziehen kann. Dieselbe ist etwa cylindrisch, glatt; an dem oberen Ende findet sich der Mund; mit dem unteren, das eine flache, kreisrunde Scheibe darstellt, heftet das Thier sich willkürlich an allen möglichen Körpern fest. Der Mund ist rund und kann bisweilen etwas vorgestreckt werden; er ist umgeben von einem Kreis von sechzehn dünnen, fadenförmigen Tentakeln, die ungefähr Körperlänge haben und in zwei Reihen zu je acht stehen; die der äußeren Reihe zwischen und etwas unterhalb derer der inneren. Diese Tentakel können, wie schon gesagt, nicht eingezogen, sondern nur verkürzt werden und zwar ziemlich stark, nämlich bis auf ein Viertel oder Fünftel ihrer gewöhnlichen Länge, wobei sie gleichzeitig dicker und quengerunzelt werden. Bei jüngeren Exemplaren trifft man weniger Tentakel.

Das Merkwürdigste an diesem Thier ist die bei Actinien bisher unbekannte Erscheinung, dass man sehr häufig ein aus dem unteren Theile des Körpers hervorwachsendes junges Thier findet. Man bemerkt nämlich an diesem Platz einen Kranz von Tentakeln, allerdings in geringerer Anzahl und kleiner als die vorhin beschriebenen, aber vollständig gleich gebaut und mit derselben Kontraktions- und Bewegungsfähigkeit ausgerüstet.

Bei verschiedenen Individuen war das hervorwachsende junge Thier mehr oder weniger entwickelt, aber fast bei allen war als Andeutung derselben ein Ring von kleinen Knöpfchen zu finden.

Ich kann nicht daran zweifeln, dass es sich wirklich so verhält, obgleich ich die Loslösung des Jungen vom Mutterthier nicht beobachtet habe. Nur mit Gewalt konnte ich an einigen der am weitesten entwickelten Exemplare das Junge von der Mutter trennen; aber es zeigte sich dabei doch, dass dasselbe schon für sich selbst leben konnte. Als nämlich nach der Lostrennung beide in dem Gefäße mit Seewasser, in welchem ich sie aufbewahrte, zu Boden gefallen waren, hefteten sie sich nach einiger Zeit mit ihrem Hinterende wieder fest, richteten sich auf, streckten ihre Tentakel aus, welche bei dem Jungen sowohl als bei dem Mutterthier bei Reizung sich zusammenzogen, und überhaupt zeigte das Junge dieselben Lebenserscheinungen wie das erwachsene Thier. Ich habe später den Versuch mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Diese Fortpflanzungsweise ist außerordentlich auffallend und zeigt, dass die Actinien darin, sowie in vielem Anderen mehr den Polypen gleichen, zu denen sie in der neuesten Zeit auch von CUVIER und RAPP gerechnet worden, als den Echinodermen, zu denen sie SCHWEIGGER und Andere stellten. So ist z. B. bei den Hydren fast jede Stelle des Körpers im Stande, neue Knospen oder Junge hervorzutreiben. Bei unserer Actinie ist es konstant nur der untere Abschnitt des Körpers, an dem das Junge hervorknospt. Eine ganz ähnliche Erscheinung trifft man hingegen bei manchen Anneliden, wie z. B. bei Naiden (*Nereis prolifera*), bei denen das Junge stets von dem hinteren Körperende auswächst.

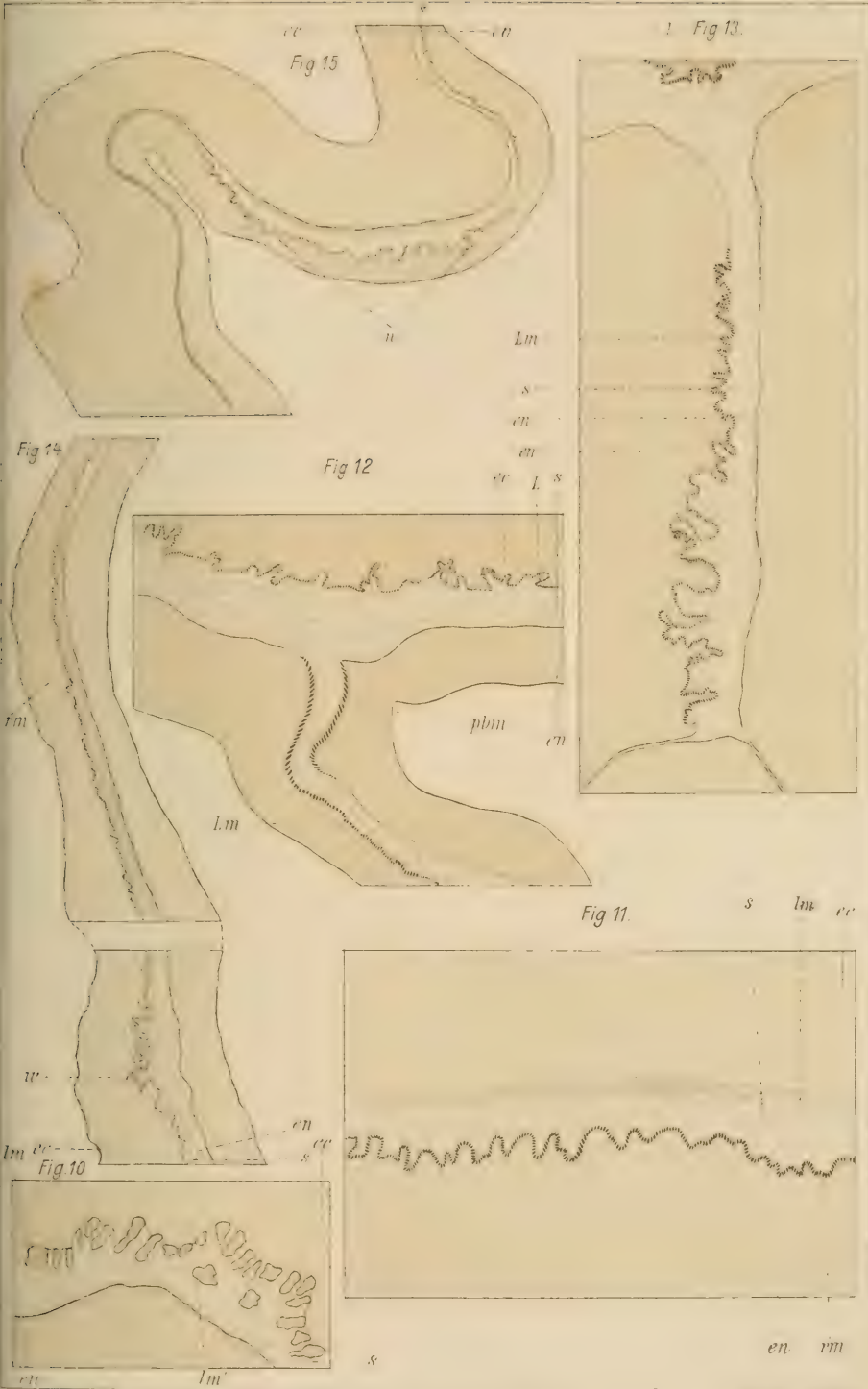
Das Schlundrohr schimmert vermöge seiner weißen Farbe durch die etwas durchsichtige Körperwand hindurch; dasselbe ist ein ziemlich weiter Sack mit starken Längsstreifen oder -Falten und erstreckt sich vom Munde abwärts etwa bis zur Mitte des Körpers. Von des Schlundrohrs unterem Rande laufen einige (es scheinen drei zu sein) gewundene, hellrothe Fäden (Ovarien?) abwärts gegen die Fußscheibe und setzen sich auch durch die Knospe fort.

Die Bewegungen dieser Actinie sind, wie bei den anderen auch, ziemlich langsam; die Tentakel halten sie für gewöhnlich ausgestreckt, aber biegen sie bei der geringsten Berührung einwärts gegen den Mund, doch nur diejenigen, die selbst berührt werden. Bei stärkerer Reizung ziehen sich sowohl Körper als Tentakel stark zusammen, selbst bis auf ein Viertel ihrer gewöhnlichen Länge, aber, wie oben gesagt, kann sich die Körperwand nicht über den Tentakeln zusammenfallen. Ich habe nicht bemerkt, dass diese Actinie mit ihrer Fußscheibe, die ja auch ziemlich klein ist, kriecht; sondern









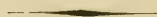




wenn sie ihren Platz verändern will, benutzt sie gewöhnlich die Tentakel, mit welchen sie sich festheftet und dann den Körper nachzieht, darauf setzt sie sich mit der Fußscheibe fest, streckt die Tentakel wieder aus etc.

Die Farbe ist überall blass mennigroth und etwas durchscheinend, das Schlundrohr weiß. Größe: Körperlänge  $\frac{1}{8}$ " (3 mm), Dicke  $\frac{1}{24}$ " (1 mm), Länge der Tentakel  $\frac{1}{8}$ " (3 mm). Diese Actinie kommt vor auf Tang, Sertularien, Ascidien etc., sowohl bei Bergensfjord als auch bei Glesvaer und Florø, wo sie sich nicht selten findet.

(Folgt noch die Figurenerklärung.)



# Ein Beitrag zur Kenntniss der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbelthieren.

Von

**E. Liessner,**

stud. med. in Dorpat.

---

Mit Tafel XVI.

---

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der Universität Dorpat.)

---

Das Interesse, welches die bekannte, in neuerer Zeit mehrfach besprochene Auffassung gefunden, die HIS in Betreff der »sogenannten Kiemen- oder Schlundspalten« hingestellt hat, kann als ein neuer Beweis für die hohe Bedeutung angesehen werden, welche RATHKE's glänzender Entdeckung der Existenz von Kiemenspalten bei Embryonen höherer Wirbelthiere zukommt.

Hätte man sich nicht gewöhnt, das durch RATHKE zuerst gesehene, von vielen anderen Autoren, welche RATHKE's Angaben bestätigt und erweitert haben, gleichfalls konstatirte Organisationsverhältnis für einen der theoretisch wichtigsten Befunde in der Ontogenie der höheren Wirbelthiere zu halten, so wäre ein Zweifel an der Existenz wirklicher offener Kiemenspalten wohl kaum ein Gegenstand besonderer Beachtung geworden.

Zu seinen eigenen früheren Angaben<sup>1</sup> in Widerspruch tretend, bemerkt HIS<sup>2</sup> in einer 1881 erschienenen Arbeit Folgendes: »Das Bild, das die äußere Betrachtung von Vogel- und Säugethierembryo-

---

<sup>1</sup> HIS, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. 1868. pag. 135.

<sup>2</sup> Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und der Menschen. Von den sogenannten Kiemen- oder Schlundspalten. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte von HIS und BRAUNE. Jahrg. 1881. pag. 319—321.

onen gewährt, scheint in der That kaum missdeutbar, man sieht durch die in der Wand befindlichen Lücken von einer Seite zur anderen hindurch und gehärtete Präparate sind dafür fast noch schlagender, als die frischen. Gleichwohl beruht diese anscheinende Evidenz der Durchgängigkeit auf Täuschung. Im Bereiche der sogenannten Schlundspalten treten sich Hornblatt und Darmdrüsenblatt entgegen und bilden für sich allein oder unter Einschlebung einer dünnen Zwischenschicht eine durchsichtige Verschlussplatte, welche die äußere und die innere Furche von einander trennt.«

»Es wäre gewagt, wenn ich ohne Weiteres behaupten wollte, dass die Verschlussplatte bei höheren Wirbelthieren zu keiner Zeit und an keiner Stelle durchbrochen werden kann, allein was ich glaube vertreten zu können, ist, dass dieser Durchbruch nicht die Regel bildet, dass vielmehr beim Hühnchen sowohl, als bei Säugethier- bez. bei menschlichen Embryonen die Schlundspalten durch die fraglichen Platten zu sehr verschiedenen Zeiten verschlossen gefunden werden« . . . »Mit besonderer Befriedigung habe auch ich jeweilen eine wirklich vorhandene Lücke notirt; allein es ist klar, dass bei der großen Dünnhcit der Verschlussmembran hier und da eine Zerreißung eintreten und einen wirklichen Spalt vortäuschen kann. So wie die Sache jetzt liegt, wird es in Zukunft eines besonderen und mit Sorgfalt zu begründenden Nachweises bedürfen, wenn von einer Schlundspalte behauptet wird, sie sei zu bestimmter Zeit offen.«

Die in den eben citirten Sätzen von His enthaltenen Zweifel haben nicht verfehlt, die Anschauungen der Autoren, welche später über den vorliegenden Gegenstand geschrieben haben, sehr zu beeinflussen, wie aus der folgenden kurzen Zusammenstellung der hierher gehörigen Angaben hervorgehen dürfte.

Die beiden zunächst zu erwähnenden Autoren sind CADIAT und BORN, deren Abhandlungen 1883 erschienen. CADIAT<sup>1</sup> berücksichtigt die His'sche Arbeit nicht und sagt, er habe bei den Vögeln vier wirkliche Kiemenspalten gezählt. Man wird indess weder durch den Text noch durch die Abbildungen dieser Publikation, die zu manchen Ausstellungen veranlassen könnte, von der Richtigkeit dieser Angabe überzeugt. BORN<sup>2</sup> bestätigt die His'sche Auffassung

<sup>1</sup> Du développement des fentes et des arcs branchiaux chez l'embryon. Journal de l'anatomie et de la physiologie publ. p. ROBIN. 1883. pag. 39 et seq.

<sup>2</sup> Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XX. pag. 275.



ausdrücklich und sagt, dass er bei den von ihm untersuchten Embryonen des Schweines »an Stelle der sogenannten äußeren Öffnung der Schlundspalten« . . . »keinen wirklichen Durchbruch finden konnte, sondern nur eine Verschmelzung des Schlundspaltenepithels mit dem Epithel der äußeren Kiemenfurche«.

KÖLLIKER, der ein Jahr vor dem Erscheinen der HIS'schen Mittheilung noch die Existenz von vier Kiemenspalten beim Hühnchen und bei Säugethieren vertreten hatte<sup>1</sup>, theilt in der zweiten Auflage des Grundrisses<sup>2</sup> mit, er habe die Frage an fünf Hühnerembryonen des dritten, vierten und fünften Tages, und an drei Kaninchenembryonen des zehnten Tages geprüft und die Überzeugung gewonnen, dass HIS Recht habe; alle Spalten seien durch zarte, an den dünnsten Stellen nur aus dem Ektoderm und dem Entoderm des Schlundes gebildete Häutchen geschlossen.

Eine ähnliche Änderung der Ansicht kann bei der Vergleichung zweier Arbeiten C. K. HOFFMANN's erkannt werden. In der zuerst erschienenen<sup>3</sup>, in welcher die HIS'sche Arbeit keine Erwähnung findet, spricht HOFFMANN von einem Embryo von *Tropidonotus natrix*, bei welchem »die vier Kiemenspalten alle nach außen durchbrochen seien«. An dieser Stelle bringt HOFFMANN den wichtigen Nachweis, dass bei *Tropidonotus* noch eine fünfte Kiementasche angelegt werde<sup>4</sup>, die aber nicht nach außen durchbreche, ja nicht einmal bis zum Ektoderm sich fortzusetzen scheine, und nach kurzer Zeit wieder verschwinde, und sieht in der Existenz dieser rudimentären fünften Kiementasche einen neuen Beweis für die phylogenetische Verwandtschaft der Reptilien mit den Amphibien. Von den Vögeln sagt HOFFMANN, dass sie sich vollkommen ähnlich verhielten, nur werde eine fünfte Kiementasche nicht mehr angelegt.

Endlich erwähnt er noch einen Kaninchenembryo, bei welchem

<sup>1</sup> KÖLLIKER, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1880. pag. 67 und 93.

<sup>2</sup> Zweite Auflage. 1884. pag. 77.

<sup>3</sup> C. K. HOFFMANN, Über die Beziehungen der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Archiv für mikroskopische Anatomie. Jahrg. 1884. pag. 527 und 528.

<sup>4</sup> Diese Mittheilung vervollständigt in erwünschter Weise eine Beobachtung von BORN, welcher (cf. Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von *Anguis fragilis*. Zoolog. Anz. Jahrg. 1883. pag. 535) eine fünfte äußere Kiemenfurche bei *Anguis* und *Lacerta* gesehen hat und darauf hinweist, dass dieselbe bei Schildkröten schon von RATHKE beschrieben und abgebildet ist.

die drei vordersten Kiemenspalten deutlich vorhanden, die vierte Kiementasche dagegen noch nicht nach außen durchbrochen war.

Die andere hierher gehörige Arbeit HOFFMANN'S<sup>1</sup>, für welche die HIS'schen Äußerungen benutzt worden sind, enthält die Mittheilung, dass bei Schlangen nur eine Kiementasche, nämlich die zweite nach außen durchbreche; die Spalte sei weit klaffend. Über die Säugethiere äußert sich HOFFMANN nur indirekt, indem er sich mit einer Angabe von RÜCKERT<sup>2</sup> einverstanden erklärt, nach welcher bei Säugethieren (Maus, Schwein, Schaf) auch nur die zweite Kiemenspalte sich eröffnet.

In vollkommen überzeugender Weise beschreibt A. FRORIEP<sup>3</sup> bei einem Rindsembryo von 8,7 mm Körperlänge drei offene Kiemenspalten; es sind die erste bis dritte, deren sagittale Ausdehnung genau angegeben wird. FRORIEP bemerkt hierbei, er wolle der Angabe von HIS, dass ein eigentlicher Durchbruch der Kiemenspalten in der Regel nicht erfolge, nicht entgegenreten, was in so fern ganz berechtigt ist, als FRORIEP'S Mittheilung sich nur auf einen Embryo bezieht. Eine vierte Kiemenspalte nimmt FRORIEP in Betreff dieses Embryo in Abrede und sagt, an ihrer Stelle sei eine wohl entwickelte Schlundtasche vorhanden, die nicht das Ektoderm berühre.

Es ist jetzt eine Mittheilung von VAN BEMMELEN<sup>4</sup> zu erwähnen. Er sagt, er habe eine vollständige Serie von Embryonen von *Lacerta muralis* und *Tropidonotus natrix* untersucht und habe gefunden, dass bei beiden sich »fünf Paar Kiemenspalten« entwickeln; da VAN BEMMELEN aber hinzufügt, das Auftreten eines »fünften Spaltenpaares« werde bereits von RATHKE für Schildkröten, von BORN für *Anguis* und *Lacerta* und von C. K. HOFFMANN für Schlangen und Eidechsen er-

<sup>1</sup> Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Über die Kiementaschen der Reptilien. Morphologisches Jahrbuch von GEGENBAUR. Bd. XI. pag. 198 und 199.

<sup>2</sup> RÜCKERT'S Abhandlung (Vorläufige Mittheilung zur Entwicklung der Visceralbogen bei Säugethieren. Mittheilungen der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München 1884) habe ich leider nicht erhalten können.

<sup>3</sup> Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte von HIS und BRAUNE. Jahrg. 1885. pag. 10. Taf. I Fig. I, I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>.

<sup>4</sup> Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zoologischer Anzeiger. Jahrg. 1886. pag. 528—532 und 543—546. Die von VAN BEMMELEN citirte Dissertation von P. DE MEURON (Recherches sur le développement du Thymus et de la glande Thyroïde) habe ich nicht erhalten können. Nach P. DE MEURON sollen, wie VAN BEMMELEN erwähnt, bei *Lacerta* vier Paar »Kiemenspalten« sich entwickeln.

wähnt, so ist, weil die citirten Autoren nur eine fünfte äußere Kiemenfurche, resp. eine fünfte innere Kiemenfurche beobachtet haben, ersichtlich, dass VAN BEMMELEN das Wort »Kiemenspalte« in einer Weise benutzt, die es zweifelhaft sein lässt, ob VAN BEMMELEN bei den erwähnten Reptilien wirklich offene Kiemenspalten gesehen habe. Dieser Zweifel wird um so berechtigter, als VAN BEMMELEN HIS nicht erwähnt, und in seiner Arbeit den Ausdruck »Visceralspalte« resp. »Spaltenpaar« so anwendet, dass er nicht wörtlich genommen werden kann<sup>1</sup>. In Betreff des Hühnchens sagt VAN BEMMELEN, dass sich »nur vier Kiemenspalten ausbilden, während hinter der letzteren, das Pharynxepithel eine Ausbuchtung bildet, die vielleicht die Andeutung einer fünften ist«. Aus den weiteren Mittheilungen kann man entnehmen, dass VAN BEMMELEN ein wirklich offenes erstes und zweites Kiemenspaltenpaar beim Hühnchen gesehen hat.

In einen Gegensatz zu diesem letzteren Ergebnis tritt die neueste hierher gehörige Arbeit, die von FRANKLIN P. MALL<sup>2</sup> im anatomischen Institut zu Leipzig ausgeführt worden ist. MALL sagt, seine Untersuchung umfasse »alle Stadien des Hühnchens von der Zeit an, da die Branchialbogen eben erscheinen, bis zum Ende der Brützeit«. »Die Branchial-»Spalten« wurden nach Schnitten studirt, welche nie über 15  $\mu$  dick waren, und ihr vollständiges Bild wurde durch Rekonstruktion nach der HIS'schen Methode geformt.« MALL behauptet, man hätte so lange von »Spalten« gesprochen, »bis HIS bewies, dass sie es nicht sind«<sup>3</sup>, und resumirt das Ergebnis seiner Untersuchungen in Bezug auf die Spalten folgendermaßen: »In allen meinen Präparaten fand ich die Verschlusspalte, so dass jetzt absolut kein Zweifel darüber sein kann, dass die Spalten gar keine Spalten sind, und müssen wir dieselbe von jetzt an nur als innere oder äußere Branchialgrube, Furche oder Tasche bezeichnen.«

Es ist aus dieser Zusammenstellung der Litteratur ersichtlich, dass in Betreff der Frage nach der Existenz offener Kiemenspalten

<sup>1</sup> Er sagt z. B. (l. c. pag. 530) die »vierte Kiemenspalte« bleibe noch eine kurze Zeit »als ein geschlossenes Epithelbläschen« sichtbar; ein Paar runde Körperchen von drüsenartig epithelialem Bau nennt er »die Reste des zweiten Spaltenpaares« etc.

<sup>2</sup> Entwicklung der Branchialbogen und -Spalten des Hühnchens. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte von HIS und BRAUNE. Jahrg. 1887. pag. 1 et seq.

<sup>3</sup> l. c. pag. 6. Man vergleiche hiermit das Anfangs gegebene ausführliche Citat aus der Arbeit von HIS.



bei amnioten Wirbelthieren, die Reptilien anlangend, ein offenes zweites Kiemenspaltenpaar als konstatiert angesehen werden kann, dass an einem Säugethier in einem Fall mit Sicherheit die drei ersten Spaltenpaare offen gefunden wurden, dass aber im Hinblick auf das Hühnchen die Angaben der Autoren einander direkt widersprechen.

Ich hatte schon im Jahre 1884 eine Veranlassung, die Frage nach der Existenz der Kiemenspalten zu untersuchen, indem ich es unternahm, eine von der medicinischen Fakultät der Universität Dorpat für das Jahr 1884 gestellte, diese Frage betreffende Preisaufgabe zu lösen. Im folgenden Jahre wurde die Arbeit an einem größeren Material weiter geführt; über die Ergebnisse derselben habe ich im Februar 1886 in der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft referirt<sup>1</sup>. Die Arbeit wurde im hiesigen vergleichend-anatomischen Institut unter Leitung des Herrn Prof. Dr. E. ROSENBERG ausgeführt, dem ich für die mir gewährte Anregung und Unterstützung außerordentlich zu Danke verpflichtet bin.

Die Gründe, auf welche gestützt Hrs die früher allgemein als feststehend angesehene Thatsache der Existenz wirklicher offener Kiemenspalten in Zweifel zieht, scheinen mir durchaus beachtenswerth zu sein; über den Werth derselben kann nicht ohne eine vorausgegangene Untersuchung entschieden werden, denn die Untersuchungsmethode der älteren Autoren schließt in der That Fehlerquellen ein. Es konnte z. B. beim Sondiren mit feinen Haaren, ein Verfahren, welches HUSCHKE<sup>2</sup> angewandt hat, eine dünne durchsichtige Membran durchbrochen werden, ohne dass der Untersuchende hiervon etwas bemerkte, oder es kann das Ergebnis der Untersuchung an zerlegten Objekten nicht vertrauenerweckend erscheinen, wenn nicht besondere Maßnahmen getroffen waren, eine Zerstörung der dünnen Verschlussplatten auszuschließen. Dass dieses geschehen wäre, ist aus den Angaben der Autoren, die vor der letzten Mittheilung von Hrs über offene Kiemenspalten berichtet haben, nicht zu ersehen. Es musste bei der Untersuchung eine solche Me-

<sup>1</sup> Sitzungsberichte der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft. Jahrg. 1886. pag. 30.

<sup>2</sup> Über die Kiemenbogen und Kiemengefäße bei bebrüteten Hühnchen. Isis von OKEN. Jahrg. 1827. pag. 401.

thode angewandt werden, bei der sicher behauptet werden kann, dass Spalten zwischen einzelnen Kiemenbogen, falls sie sich an den einzelnen Präparaten finden sollten, am Objekt präformirt und nicht etwa durch die Manipulation des Objectes entstanden sind.

Diesem Postulat glaube ich durch das von mir angewandte Verfahren genügt zu haben. Die zu untersuchenden Embryonen behandelte ich zunächst mit 1%iger Chromsäurelösung 24 Stunden lang und zwar unterließ ich, das Amnion von den kleineren Embryonen zu entfernen, um so eine Schädigung derselben zu vermeiden. Ich brachte die Objecte dann in 25%igen Alkohol und durch allmähliches Steigern der Stärke des Alkohols ließ ich die Härtung in 96%igem Alkohol sich vollenden.

Dann wurden die Objecte theils mit Karmin theils mit KLEINENBERG'scher Hämatoxylinlösung gefärbt und behufs der Zerlegung in Celloidin eingebettet. Das Celloidin benutzte ich desshalb, weil es das Object gleichmäßig durchdringt und die ursprünglichen topographischen Verhältnisse derart fixirt, dass diese auch durch den Akt der Zerlegung nicht gestört werden können. Vor der Zerlegung wurden die Kontouren des Kopfes und der Halsgegend und die topographischen Verhältnisse der Kiemenspalten unter einander und zum Embryo selbst bei schwacher Vergrößerung gezeichnet, die Schnitt-richtung bestimmt und mit Hilfe eines Mikrotoms kontinuierliche Schnittserien angefertigt. Die Schnitt-richtung wurde so gewählt, dass die zweite äußere Kiemenfurche, oder diese und eine benachbarte möglichst senkrecht zu ihrer Längsachse getroffen wurden; die Schnitte kamen so nahezu in eine Frontalebene zu liegen. Die Zerlegung schritt von der dorsalen zur ventralen Fläche des Embryo vor. Die Dicke der Schnitte beträgt 0,03 mm.

Es lag mir indessen nicht nur daran, die Frage nach der Existenz etwaiger offener Kiemenspalten zu prüfen. Die Kiemenspalten sind bei höheren Wirbelthieren bekanntlich Rudimente einer Einrichtung, die bei niederen Wirbelthieren funktionirt, — sie sind Erbstücke, welche genealogische Beziehungen der höheren Wirbelthiere zu den niederen andeuten; es musste daher interessant sein, das nähere Verhalten der Kiemenspalten bei allen drei Klassen der amnioten Wirbelthiere zu untersuchen. Wir können a priori voraussetzen, dass diese Verhältnisse nicht überall die gleichen sein werden, sondern in einer gewissen Abhängigkeit von der Entwicklungsstufe der betreffenden Thierform stehen werden. Ferner war darauf zu achten, wie sich die verschiedenen Kiemenspalten eines und des-

selben Thieres verhalten, da man auch hier Verschiedenheiten voraussetzen kann.

Entsprechend den soeben näher bezeichneten Fragen habe ich meine Untersuchung an je einem Vertreter der Reptilien, Vögel und Säugethiere angestellt, und zwar standen mir Embryonen von *Lacerta vivipara*, vom Huhn und vom Schaf zur Verfügung. Es wurden solche Embryonen verwandt, bei denen man hoffen konnte, den Entwicklungsmodus der Kiemenspalten, von ihrem Entstehen bis zur Verschmelzung der Kiemebogen unter einander verfolgen zu können. Bei der Feststellung des Befundes an jedem untersuchten Objekt wurden, wo es erforderlich war, sämtliche Schnitte der Serie mit Hilfe der Camera lucida skizzirt, um die Kombination des in den einzelnen Präparaten Gesehenen zu sichern.

---

Die Mittheilung der Ergebnisse meiner Untersuchungen will ich mit einer Schilderung des Befundes an Embryonen von *Lacerta vivipara* beginnen. Es wurden 11 Embryonen verschiedener Entwicklungsstufe untersucht. Um letztere einigermaßen abzuschätzen, wurde die »Kopfgröße« bestimmt, indem die Entfernung von der prominentesten Stelle des Vorderhirns bis zur Konvexität des Mittelhirns gemessen wurde. Das betreffende Maß betrug im Minimum 1 mm und maxime 2,75 mm.

Ich beschreibe zunächst das Verhalten eines Embryo, dessen Kopfgröße 1,75 mm beträgt. Aus der Kombination der einzelnen Schnitte ergibt sich, dass beiderseits eine offene erste Kiemenspalte vorhanden ist (cf. Fig. 1 *Ksp*<sup>1</sup>). Die Fig. 1, welche einen Schnitt durch den Kopf des in Rede stehenden Embryo in der Ansicht von der ventralen Seite zeigt, lässt die Durchgängigkeit der ersten Kiemenspalte (*Ksp*<sup>1</sup>) der linken Seite (in der Abbildung rechts) direkt erkennen: das Hornblatt geht ohne Grenze in das Darmdrüsenblatt über, so dass der Epithelsaum, der die einander zugekehrten Seiten des ersten und zweiten Kiemebogens bekleidet, ein kontinuierlicher ist. An der anderen Seite ist von der dorsalen Wand der Schlundhöhle noch eine schmale Zone getroffen, welche an dem Präparat den Theil der Schlundhöhle, in welchen die Kiemenspalte der rechten Seite (*Ksp*<sup>1</sup>) führt, von dem übrigen, größeren Abschnitte der Schlundhöhle getrennt zeigt; an dem nächst ventral gelegenen Schnitte erscheint die Schlundhöhle hier einheitlich, es ist aber von der ersten Kiemenspalte der linken Seite schon die ventrale Wand des die



Kommunikation mit der Außenwelt vermittelnden Kanals getroffen. Man ersieht hieraus, dass die innere Öffnung der ersten Kiemenspalte jederseits dicht unter der dorsalen Wand der Schlundhöhle liegt, auch ist diese Öffnung beiderseits in dorsoventraler Richtung ziemlich eng (circa 0,09 mm). In der Fortsetzung der Öffnung lässt sich an der seitlichen Schlundwand in ganz geringer Ausdehnung (drei Schnitte) eine erste innere Kiemenfurche verfolgen, die auf beiden Seiten nicht bis auf die ventrale Schlundwand hinabführt. Die erste äußere Kiemenfurche lässt sich dagegen beiderseits bis auf die ventrale Seite des Kopfes verfolgen, wo beide Furchen sich treffen, so dass der erste und zweite Kiemenbogen äußerlich vollständig gegen einander abgegrenzt sind; dorsalwärts von der Öffnung der ersten Kiemenspalte lassen sich die ersten äußeren Kiemenfurchen bis zum Niveau des dorsalen Abschnittes des Medullarrohres verfolgen.

Die zweite Kiemenspalte erscheint auch beiderseits offen (cf. Fig. 1 *Ksp*<sup>2</sup>). Die entsprechende Öffnung ist in dorsoventraler Richtung beinahe zweimal so groß, als die der ersten Kiemenspalte; sie reicht durch fünf Schnitte, ist also etwa 0,15 mm groß und reicht tiefer ventralwärts als die Öffnung der ersten Kiemenspalte. Die zweite äußere Kiemenfurche war jederseits eben so lang wie die erste äußere Kiemenfurche, und die entsprechenden Öffnungen der zweiten Kiemenspalte kamen etwa in die Mitte ihres Verlaufes zu liegen. Die dritte äußere Kiemenfurche ist im Vergleich mit den beiden ersten ganz seicht, so dass die entsprechende Stelle der äußeren Fläche der seitlichen Schlundwand fast ganz glatt erscheint. Dagegen ist die dritte innere Kiemenfurche sehr stark entwickelt (cf. Fig. 1 *ikfr*<sup>3</sup>); sie erreicht das Hornblatt, und die so gebildete Verschlussmembran, die sehr dünn ist, besteht aus dem verschmolzenen Horn- und Darmdrüsenblatte. Diese Verhältnisse sind gleich auf beiden Seiten mit dem Unterschiede, dass die zarte Verschlussmembran links an keiner Stelle durchbrochen ist, rechts aber eine kleine Öffnung nachweisen lässt; diese war an zwei auf einander folgenden Schnitten sichtbar und zwar so, dass in dem einen mehr dorsalwärts gelegenen die Spalte bei gesenktem Tubus, bei dem anderen mehr ventralwärts gelegenen bei gehobenem Tubus zum Vorschein kommt. Der Kanal wurde also in den beiden Schnitten halbtirt und ist sein Lumen circa 0,03 mm groß.

Auf diese eben beschriebene Anlage zu einer dritten Kiemenspalte folgt jederseits eine zu einer vierten, die durch eine deutlich ausgesprochene lateralwärts bis zum Hornblatt vorspringende innere

Kiemenfurche resp. Kiementasche gebildet wird. Hier ist aber die dünne aus Horn- und Darmdrüsenblatt bestehende Verschlussmembran an keiner Stelle durchbrochen. Eine vierte äußere Kiemenfurche ist kaum angedeutet. Hinter der vierten inneren Kiemenfurche war noch bei dem eben uns beschäftigenden Embryo eine Anlage zu einer fünften Kiemenspalte zu konstatiren: diese Anlage manifestirte sich durch eine distalwärts von der vierten inneren Kiemenfurche gelegene, lateralwärts gerichtete seichte Ausbuchtung des Schlundepithels, welches im Bereiche der Ausbuchtung verdickt erscheint und vom Hornblatt durch eine breite Zone mittleren Keimblattes getrennt ist. Von einer äußeren fünften Kiemenfurche war nichts zu konstatiren.

Es waren also bei dem beschriebenen Embryo von *Lacerta vivipara* fünf Kiemenspaltenpaare angelegt, von denen aber nur die drei ersten zum Durchbruch gelangt sind, und zwar die beiden ersten beiderseits, die dritte dagegen nur links. Ich schließe hieran jetzt die Schilderung des Befundes in demjenigen der von mir beobachteten Entwicklungsstadien von *Lacerta vivipara*, in welchem der Kiemenapparat die relativ größte Entfaltung zeigte. Die Kopfgröße dieses Embryo betrug 2,75 mm. Die erste Kiemenspalte ist nicht mehr so direkt durchgängig, wie bei dem zuerst beschriebenen Embryo. Die Räumlichkeit der ersten Kiemenspalte hat bei diesem Embryo eine komplizierte Gestalt angenommen. Die äußere Öffnung (cf. Fig. 2 *Ksp*<sup>1</sup>) ist zwar noch deutlich sichtbar, indem aber weiter medialwärts eine partielle Aneinanderlagerung der Wände stattfindet, konnte überhaupt ein Zweifel bestehen, ob die Kiemenspalte noch offen sei. Die zweite Kiemenspalte ist eben so wie beim zuerst beschriebenen Embryo ganz direkt durchgängig, was sicher zu konstatiren ist (cf. Fig. 2 *Ksp*<sup>2</sup>). Der Kanal hatte in seiner engsten Stelle in dorsoventraler Richtung eine Ausdehnung von 0,12 mm. Der Übergang des Horn- in das Darmdrüsenblatt geschieht ohne deutliche Grenze. Zugleich sieht man (cf. Fig. 2), dass vom zweiten Kiemenbogen aus ein kiemendeckelartiger Fortsatz sich zu bilden begonnen hat, welcher den Zugang zur zweiten Kiemenspalte von vorn her etwas überlagert.

Die Anlage zur dritten Kiemenspalte gelangt bei diesem Embryo auch zum Durchbruch (cf. Fig. 2 *Ksp*<sup>3</sup>): die Öffnungen sind beiderseits vorhanden, nur ist die der linken Seite in dorsoventraler Richtung etwa um das Doppelte größer als die der rechten Seite, kleiner aber, als die Öffnungen der zweiten Kiemenspalte.

Die Anlage zur vierten Kiemenspalte wurde links nur als vierte innere Kiemenfurche beobachtet, die in ihrem ganzen Verlaufe von der Außenwelt durch eine Verschlussmembran abgeschlossen war (cf. Fig. 2 *ikfr*<sup>4</sup>); die letztere bestand in ihrem ventralen Abschnitte nur aus dem äußeren und inneren Keimblatte, dorsal aber war in ihrem Bereiche noch eine schmale Schicht des mittleren Keimblattes zu konstatiren. Die entsprechenden äußeren Kiemenfurchen waren sehr seicht. Eben dasselbe finden wir auch bei der Anlage zu einer rechten vierten Kiemenspalte, mit dem Unterschiede aber, dass die entsprechende Verschlussplatte in zwei auf einander folgenden Schnitten durchbrochen erscheint (cf. Fig. 3 u. 3a, *ksp*<sup>4</sup>). Der in Fig. 3 abgebildete Schnitt liegt um vier Schnitte weiter ventralwärts als der in Fig. 2 abgebildete und zeigt deutlich sowohl die äußere Öffnung der Kiemenspalte (*Ksp*<sup>4</sup>) als auch den größten Theil der Lichtung der vierten inneren Kiemenfurche; aus der Fig. 3a, welche den ventralwärts nächstfolgenden Schnitt in der hier interessirenden Partie wiedergibt, ist außerdem noch die innere Öffnung der vierten Kiemenspalte, d. h. diese letztere in ihrem ganzen Verlauf zu ersehen (cf. Fig. 3a, *ikfr*<sup>4</sup>)<sup>1</sup>.

Von der fünften Kiemenspalte war auch eine Anlage beiderseits vorhanden, und zwar als fünfte innere Kiemenfurche (cf. Fig. 3 und 3a, *ikfr*<sup>5</sup>), welcher entsprechend ganz seichte äußere Kiemenfurchen zu konstatiren waren (cf. Fig. 3a, *Kfr*<sup>5</sup>). Die vorhandene Verschlussmembran war verhältnismäßig sehr dick und bestand nur in ganz geringer Ausdehnung aus dem äußeren und inneren Keimblatte (der Schnitt, der auf Fig. 3 abgebildet ist, hat die betreffende Partie an der linken Körperhälfte getroffen); ventral und dorsal von dieser Stelle war das die innere Kiemenfurche auskleidende Darmdrüsenblatt durch eine breite Schicht mittleren Keimblattes vom Hornblatt getrennt (cf. Fig. 3a).

Es lässt sich weiter eine mit der distalen Wand der fünften inneren Kiemenfurche im Zusammenhang stehende circumscribed Zone des Epithels der Schlundhöhle nachweisen, welche leicht ausgebuchtet ist und im Bereiche dieser Ausbuchtung eine Verdickung des Epithels erkennen lässt (cf. Fig. 3 *ikfr*<sup>6</sup>), — ein Verhalten.

<sup>1</sup> In der früher erwähnten Notiz in den Sitzungsberichten der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft ist angegeben worden, die vierte Kiemenspalte sei bei *Lacerta* stets geschlossen gewesen: es ist durch ein Versehen der hier beschriebene Fall damals nicht berücksichtigt worden.



durch welches man veranlasst werden kann, hier den ersten Beginn der Anlage zu einer sechsten inneren Kiemenfurche anzunehmen.

Vergleicht man den soeben geschilderten Befund mit dem beim früher erwähnten Embryo erlangten, so lässt sich die höhere Entwicklungsstufe, auf welcher das zuletzt beschriebene Objekt steht, was das erste Kiemenpaar anlangt, daran erschen, dass hier offenbar die Vorgänge, die zur Bildung des Trommelfells führen, sich schon eingeleitet haben.

Das zweite Kiemenspaltenpaar ist auch beim älteren Embryo geöffnet, es beginnt jedoch schon die Bildung des kiemendeckelartigen Fortsatzes.

Beiderseits ist bei dem älteren Embryo auch ein drittes ziemlich weit eröffnetes Kiemenspaltenpaar deutlich zu erkennen, woraus zu entnehmen ist, dass die kleine Öffnung, die sich bei dem jüngeren Embryo nur an einer Seite (rechts) an der Verschlussmembran der Anlage zum dritten Kiemenspaltenpaar vorfand, den Beginn der Eröffnung dieses Kiemenspaltenpaares bedeutet. Derselbe Vorgang des Beginns der Eröffnung ist hier an dem älteren Objekt in Bezug auf die Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaar zu konstatiren, indem einseitig (rechts) eine vierte offene Kiemenspalte besteht.

Die Anlage zu einem fünften Kiemenspaltenpaar, die beim jüngeren Embryo nur eine seichte Ausbuchtung des Epithels der Schlundhöhle darstellte, ist hier eine ziemlich tiefe innere Kiemenfurche geworden, die schon an einer Stelle das Hornblatt berührt.

Im Anschluss an die Anlage des zuletzt genannten Kiemenspaltenpaares findet sich sogar noch eine Andeutung an eine sechste innere Kiemenfurche.

Es bedürfte der Beobachtung etwas weiter entwickelter Stadien, um zu entscheiden, ob sich ein beiderseits geöffnetes viertes Kiemenspaltenpaar werde beobachten lassen, ob an der Anlage zum fünften Paar eine partielle Eröffnung zu Stande kommen kann, und ob in solchen etwas vorgerückteren Stadien die spurenhafte Anlage zu einer sechsten Kiemenfurche deutlicher ausgesprochen ist.

Objekte, die geeignet gewesen wären, diese Fragen zu entscheiden, habe ich leider nicht untersuchen können, ich muss diese Fragen daher offen lassen, möchte aber hier nochmals erwähnen, dass HOFFMANN die fünfte innere Kiemenfurche stets geschlossen gefunden hat, indem das diese Furche auskleidende Darmdrüsenblatt an den von HOFFMANN beobachteten Objekten das Hornblatt nicht erreichte. Ein Kontakt des Darmdrüsenblattes mit dem Hornblatt war an dem

von mir beschriebenen Objekt zwar eingetreten. — es dürfte indess hieraus kaum gefolgert werden können, dass in späteren Stadien ein wirklicher Durchbruch erfolgt. Dafür spricht auch der Befund an den beiden älteren Objekten, die mir noch vorliegen. In dem nächst älteren Stadium (Kopfgröße 2,5 mm) findet sich das erste Kiemenpaltenpaar durch die Anlage des Trommelfelles schon verschlossen: das zweite und dritte Paar ist deutlich offen; im Bereiche der vierten inneren Kiemenfurchen berührt das Darmdrüsenblatt das Hornblatt, eine Öffnung ist jedoch nicht vorhanden. Die Ausbuchtungen des Darmdrüsenblattes, welche die fünften inneren Kiemenfurchen bilden, sind zwar sehr deutlich, berühren aber das Hornblatt nicht. Es scheint somit der Kontakt des Darmdrüsenblattes mit dem Hornblatt im Bereiche der Anlage zu diesem Kiemenpaltenpaar wieder aufgegeben worden zu sein. In demselben Sinne lässt sich auch der Befund deuten bei dem Embryo, der unter den von mir untersuchten am weitesten in der Entwicklung vorgeschritten war. Die Kopfgröße dieses Embryo betrug allerdings nur 2,50 mm: die Größe des kiemendeckelartigen Fortsatzes, die Beschaffenheit der Chorda und Anderes ließen aber die weitere Entwicklungsstufe erkennen. Es zeigte sich hier an Stelle einer inneren fünften Kiemenfurchen eine dickwandige kaum mit einem Lumen versehene kleine Aussackung des Darmdrüsenblattes, die weit absteht vom Hornblatt, an welchem eine fünfte äußere Kiemenfurchen nicht mehr zu konstatiren ist. Es wäre sonach hier eine weitere Verkleinerung der fünften inneren Kiemenfurchen eingetreten. Die Anlage zu einem vierten Kiemenpaltenpaar ist bei diesem Embryo nicht eröffnet, wenn auch das Darmdrüsenblatt mit dem Hornblatte noch im Kontakt steht: das dritte und zweite Paltenpaar sind offen, das erste nicht mehr.

In Betreff der übrigen von mir untersuchten Embryonen von *Lacerta vivipara* ist noch Folgendes zu erwähnen. Das relativ früheste Entwicklungsstadium ist durch zwei Embryonen (Kopfgröße 1,5 mm) repräsentirt, bei denen die vierte innere Kiemenfurchen noch nicht angelegt ist, und das Darmdrüsenblatt im Bereiche der dritten inneren Kiemenfurchen nur partiell das Hornblatt berührt; bei dem einen dieser Embryonen ist das zweite Kiemenpaltenpaar beiderseits geöffnet, bei dem andern nur rechts, links findet sich eine dünne Verschlussmembran. Das erste Kiemenpaltenpaar ist bei den beiden Objekten beiderseits geöffnet, woraus hervorzugehen scheint, dass die zweite Kiemenpalte sich etwas später eröffnet, als die erste.

In einem etwas weiteren Stadium (Kopfgröße 1 mm), in welchem

die vierten inneren Kiemenfurchen als sehr seichte Ausbuchtungen des Darmdrüsenblattes vorliegen, ist die Anlage zum dritten Kiemenspaltenpaar auch noch nicht eröffnet. Die zweite Kiemenspalte ist rechts weit offen, links dagegen besteht noch eine sehr dünne Verschlussmembran. Das erste Kiemenspaltenpaar zeigt sich hier beiderseits offen, und bei diesem Embryo wurde die relativ größte Öffnung der ersten Kiemenspalte konstatiert; sie betrug in dorsoventraler Richtung etwa 0,18 mm.

Es schließt sich hieran ein Embryo (Kopfgröße  $2\frac{1}{2}$  mm), bei welchem die vierten inneren Kiemenfurchen schon deutlich ausgesprochen sind, noch ist aber das Darmdrüsenblatt vom Hornblatt durch eine schmale Schicht mittleren Keimblattes geschieden. Die Anlage zum dritten Kiemenspaltenpaar ist wie beim zuletzt erwähnten Embryo beschaffen (undurchbrochene Verschlussplatte). Das erste und zweite Kiemenspaltenpaar sind beiderseits weit offen.

Bei dem nächst älteren Objekt (Kopfgröße 2 mm) erreicht das Darmdrüsenblatt im Bereiche der Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaar beiderseits schon das Hornblatt (eine Anlage zu einem fünften Paar ist auch hier noch nicht vorhanden). Die Verschlussmembran der dritten inneren Kiemenfurchen ist links sehr dünn, aber intakt, während rechts eine kleine Öffnung in der Membran eine vierte Kiemenspalte zu Stande kommen lässt; das erste und zweite Kiemenspaltenpaar ist wieder deutlich vorhanden. Eben so verhält sich auch ein anderer Embryo (Kopfgröße 2 mm), nur ist bei diesem schon eine fünfte innere Kiemenfurchen leicht angedeutet. Die letztere findet sich in noch deutlicherer Form bei einem jetzt zu erwähnenden Embryo (Kopfgröße 2 mm); bei diesem ist aber die Anlage zum dritten Kiemenspaltenpaare auf beiden Seiten nicht eröffnet und in Betreff des ersten Spaltenpaares scheint sich eine retardierte Entwicklung geltend gemacht zu haben, indem links die erste Kiemenspalte offen ist, rechts aber eine deutlich doppelschichtige aus Horn- und Darmdrüsenblatt bestehende Verschlussmembran vorliegt, sonst aber die Lichtung der ersten inneren Kiemenfurchen sich so beschaffen zeigt, wie bei Objekten, bei denen die Anlage des Trommelfelles noch nicht eingeleitet worden ist.

Die Kenntnissnahme aller dieser Befunde gestattet, wie mir scheint, die Behauptung, dass bei *Lacerta vivipara* das erste und zweite Kiemenspaltenpaar sich in der Regel eröffnet, das dritte nur selten und in späteren Stadien durchbricht; die Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaar aber nur ausnahmsweise eine Öffnung zeigt, und



dass die sehr spät auftretende Anlage zu einem fünften Kiemenpaltenpaar höchst wahrscheinlich nie zu einer offenen Kiemenpalte sich ausbildet, zumal an derselben schon relativ früh Rückbildungen erkannt werden können.

---

Vom Hühnchen stand mir ein reicheres Material zu Gebote: ich habe 31 Embryonen untersucht. Von diesen war der jüngste Embryo 66, der älteste 126 Stunden alt. Am deutlichsten war das System der Kiemenpalten bei 90 bis 108 Stunden alten Embryonen ausgesprochen, daher will ich zuerst zwei Embryonen aus dieser Zeitperiode beschreiben.

Hühnchen von 90 Stunden. Dazu Fig. 4. Die Anlage zu der ersten Kiemenpalte ist beiderseits durch äußere und innere Kiemenfurchen gegeben; die äußeren reichen in dorso-ventraler Richtung viel weiter hinab, als die inneren; der Beginn der äußeren und inneren Furchen findet sich jedoch im dorsalen Theil der seitlichen Schlundwand in demselben Niveau. Die Epithelstrata, welche die äußeren und inneren Kiemenfurchen auskleiden, berühren sich in dem dorsalen und mittleren Dritttheil der Furchen, im ventralen Theil dagegen sind sie durch eine ventralwärts immer breiter werdende Schicht mittleren Keimblattes geschieden. Beiderseits sind die Verschlussplatten durchbrochen, es liegen somit wirkliche Kiemenpalten vor. Der Kanal der linken ersten Kiemenpalte, der in dorso-ventraler Richtung 0,06 mm misst, verläuft gerade von außen nach innen; diese Kiemenpalte erscheint daher in Fig. 4 (*Ksp*<sup>1</sup>) links direkt durchgängig. Die erste Kiemenpalte der rechten Seite verläuft gekrümmt: Fig. 4 zeigt sie daher unterbrochen (*Ksp*<sup>1</sup> rechts), es kann aber, wenn man das Präparat bei gehobenem Tubus betrachtet, auch schon an diesem Schnitt die Kontinuität der Palte konstatiert werden.

Die zweite Kiemenpalte ist gleichfalls beiderseits offen, und es finden sich sowohl äußere als innere Kiemenfurchen, von denen die inneren bedeutend tiefer sind, als die äußeren. Das Darmdrüsenblatt ist im Bereiche der Furchen mit dem Hornblatt verschmolzen: die so gebildeten Verschlussmembranen sind sehr dünn und partiell durchbrochen. Bei einer genauen Kombination der betreffenden Schnitte zeigt sich, dass an der linken Seite die Membran vier kleine Öffnungen besitzt, von denen die kleinste, am meisten dorsal gelegene, in dorso-ventraler Richtung etwa 0,015 mm groß ist, die

größte dagegen 0,09 mm misst. An der rechten Verschlussplatte sind dagegen nur zwei äußere Öffnungen — eine kleine und eine relativ große — zu konstatiren, welche letztere in dorso-ventraler Richtung 0,16 mm beträgt. Der in Fig. 4 abgebildete Schnitt hat rechts die große Öffnung getroffen, daher erscheint hier die Spalte (*Ksp*<sup>2</sup>) kontinuierlich, links hat der Schnitt eine der kleinen Öffnungen gestreift (es erscheint daher die Verschlussplatte hier nur bei einer gewissen Stellung des Tubus vollständig, bei veränderter Stellung wird die Lücke sichtbar).

Die Anlage zu einem dritten Kiemenspaltenpaare bilden beiderseits stark ausgebuchtete innere Kiemenfurchen (Fig. 4 *ikfr*<sup>3</sup>). Das Darmdrüsenblatt liegt dem die entsprechenden äußeren Kiemenfurchen auskleidenden Hornblatt an; die hier deutlich zweischichtigen Verschlussplatten sind intakt.

Die Anlagen zu der vierten Kiemenspalte verhalten sich der eben beschriebenen sehr ähnlich; die inneren Kiemenfurchen (*ikfr*<sup>4</sup>) sind nur weniger tief, und ferner ist zu bemerken, dass die Verschlussplatten in ihrem größeren dorsalen Abschnitt aus Horn- und Darmdrüsenblatt bestehen, im ventral gelegenen Theil aber noch eine schmale Zone mittleren Keimblattes enthalten. Erwähnenswerth ist auch, dass die inneren und äußeren Kiemenfurchen nicht in ihrer ganzen Länge genau auf einander treffen (cf. Fig. 4).

Außer der eben beschriebenen Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaar findet sich bei diesem Embryo noch ein fünftes angelegt; es sind deutlich äußere und innere Kiemenfurchen wahrnehmbar (Fig. 4 *akfr*<sup>5</sup> und *ikfr*<sup>5</sup>), letztere in Gestalt seichter Ausbuchtungen des Darmdrüsenblattes, die durch eine breite Schicht mittleren Keimblattes vom Hornblatt getrennt sind.

Hühnchen von 108 Stunden. Dazu Fig. 5. Es lässt sich bei diesem Embryo ein erstes offenes Kiemenspaltenpaar nicht mehr konstatiren; es können aber der erste und zweite Kiemenbogen noch deutlich durch die äußeren Kiemenfurchen gegen einander abgegrenzt werden.

Am zweiten Kiemenbogen ist ein kiemendeckelartiger Fortsatz zu erkennen (Fig. 5 *Kbg*<sup>2</sup>), der die äußere Öffnung der weit offenen Kiemenspalte ein wenig überragt. Die Öffnung der zweiten Kiemenspalte ist im Gegensatz zum Befunde beim zuerst beschriebenen Embryo beiderseits einheitlich; sie kann in sieben auf einander folgenden Schnitten konstatirt werden, ist also in dorso-ventraler Richtung etwa 0,21 mm groß.

Bei diesem Embryo findet sich auch ein drittes offenes Spaltenpaar; die Öffnungen sind beiderseits einheitlich und in dorso-ventraler Richtung gleich groß (circa 0,09 mm). Sie liegen aber nicht in demselben Niveau, in Fig. 5 ist daher die Öffnung der dritten Kiemenspalte nur an einer Seite (links *Ksp*<sup>3</sup>) zu konstatiren, rechts ist der dorsal von der betreffenden Öffnung gelegene Theil der Verschlussplatte getroffen, es erscheint hier somit die dritte innere Kiemenfurche (*ikfr*<sup>3</sup>) geschlossen. Da die äußeren und inneren Kiemenfurchen in dorso-ventraler Richtung viel ausgedehnter sind, als die eben erwähnten Öffnungen der dritten Kiemenspalte, so bestehen Verschlussplatten, die nur in ihrem am meisten dorsal resp. ventral gelegenen Theil außer dem Horn- und Darmdrüsenblatt noch eine Schicht mittleren Keimblattes aufweisen.

Die Anlage zu einem vierten Kiemenspaltenpaar wird bei diesem Embryo durch viel tiefere innere Kiemenfurchen (*ikfr*<sup>4</sup>) als bei dem früher beschriebenen Objekt repräsentirt. Die Verschlussmembranen bestehen in ihrem mittleren Abschnitt nur aus dem Horn- und Darmdrüsenblatt, im dorsalen und ventralen Abschnitt ist auch das mittlere Keimblatt jederseits an der Verschlussplatte betheiligt, welche an keiner Stelle eine Durchbrechung zeigt.

Die Anlage zu einem fünften Kiemenspaltenpaar ist bei diesem Embryo im Princip eben so beschaffen, wie beim zuerst beschriebenen, nur ist die Ausbuchtung des Darmdrüsenblattes etwas mehr markirt.

Bei der Vergleichung der beiden eben mitgetheilten Befunde erscheint auch beim Hühnchen das zweite Kiemenspaltenpaar gegenüber dem ersten als das später eröffnete; wir trafen den Beginn der Eröffnung des zweiten Kiemenspaltenpaares bei dem zuerst beschriebenen Embryo, dessen erstes Kiemenspaltenpaar weit durchgängig war, während bei dem zweiten Objekt das zweite Kiemenspaltenpaar einheitliche weite Öffnungen besitzt und das erste schon behufs Bildung des Trommelfelles umgeformt erscheint. Die Eröffnung auch eines dritten Kiemenspaltenpaares charakterisirt nebst der Beschaffenheit der Anlage zur fünften Kiemenspalte das weiter vorgertückte Stadium, in welchem der zuletzt beschriebene Embryo sich befindet.

Es dürfte die Mittheilung der übrigen Befunde erleichtern, wenn ich jetzt noch zwei ältere Hühnchen in Betreff des uns beschäftigenden Organisationsverhältnisses kurz beschreibe.

Hühnchen von 120 Stunden. Das erste Kiemenspaltenpaar ist hier in derselben Weise umgeformt, wie beim zuletzt erwähnten Hühnchen. Die zweite Kiemenspalte ist jederseits weit offen; die



Öffnungen sind gleich groß (in dorsoventraler Richtung etwa 0,18 mm) und werden durch den kiemendeckelartigen Fortsatz überlagert.

Die Anlage zu der dritten Kiemenspalte wird beiderseits durch eine tiefe innere Kiemenfurche gebildet; das Epithel derselben berührt das Hornblatt, welches nur sehr seichte Einbuchtungen (äußere Kiemenfurchen) erkennen lässt. Die so aus dem äußeren und inneren Keimblatte gebildete Verschlussplatte ist sehr dünn, aber an keiner Stelle durchbrochen.

Die Anlage zu der vierten Kiemenspalte ist fast nur durch tiefe innere Kiemenfurchen gegeben, da das Hornblatt beinahe in dem ganzen hier in Betracht kommenden Terrain keine entsprechenden Einsenkungen zeigt, so dass bei der Betrachtung von außen her der vierte und der fünfte Kiemenbogen als ein Kiemenbogen erscheinen. gegen die Schlundhöhle hin werden aber die beiden Kiemenbogen durch die tiefe vierte innere Kiemenfurche von einander getrennt. Das Epithel der vierten inneren Kiemenfurchen berührt in bedeutend größerer Ausdehnung als beim zuletzt erwähnten Embryo das Hornblatt: die Verschlussplatte besteht also aus dem äußeren und inneren Keimblatt und nur in einem ganz kleinen ventral gelegenen Abschnitt ist sie dreischichtig. Ein Durchbruch der Verschlussplatte wurde nicht konstatiert.

Bei dem in Rede stehenden Hühnchen ist unter allen von mir beobachteten Objekten die Anlage zum fünften Kiemenspaltenpaar am deutlichsten; die innere Kiemenfurchen ist relativ am tiefsten und auch die äußeren Kiemenfurchen sind gut wahrnehmbar, die zwischen den epithelialen Wänden der Furchen gelegene Schicht des mittleren Keimblattes ist relativ dünn, sie ist nur etwa so stark wie das die Furchen auskleidende Epithelstratum.

Hühnchen von 126 Stunden. Dieser Embryo ist der älteste der von mir untersuchten. Es wurde nur das zweite Kiemenspaltenpaar offen gefunden, die Öffnungen waren von dem stark ausgebildeten kiemendeckelartigen Fortsatz überdeckt. Die dritten und vierten inneren Kiemenfurchen berühren mit ihrem Epithelstratum das Hornblatt, ihre Lichtung erscheint relativ schmal und partiell findet man die Wände an einander gelagert. Von einer Anlage zu einer fünften Kiemenspalte ist nichts wahrnehmbar, weder eine innere noch eine äußere Kiemenfurchen ist zu konstatieren; die vierte und dritte äußere Kiemenfurchen, eben so wie die erste sind vorhanden, sie sind aber schwach ausgeprägt.

Der Befund an diesen beiden Objekten lehrt, dass das zweite

Kiemenspaltenpaar am längsten bestehen bleibt, und dass bei der Rückbildung der Anlagen zu den weiter distal gelegenen Kiemenspaltenpaaren die äußeren Furchen seichter werden, ja ganz schwinden können und die inneren eine Beeinträchtigung ihres Lumens erfahren, oder — und das gilt für die fünften inneren Kiemenfurchen — ganz verwischt werden, was Alles als ein Ausdruck für ein überwiegendes Wachsthum der Elemente des hier in Betracht kommenden Abschnittes des mittleren Keimblattes aufgefasst werden kann.

Aus dem bisher über das Hühnchen Gesagten und einem Résumé über das Verhalten des Kiemenspaltensystems bei den übrigen 27 von mir untersuchten Embryonen ergibt sich das Folgende:

Die erste Kiemenspalte wurde bei acht Hühnchen deutlich offen gefunden, von denen der jüngste 66 Stunden, der älteste 96 Stunden alt war. Bei den vier jüngeren Embryonen war der Kanal der ersten Kiemenspalte stark gekrümmt und zwar so, dass die äußere Öffnung desselben mehr dorsal zu liegen kam, als die entsprechende innere; bei den vier älteren Embryonen dagegen war der Kanal mehr oder weniger gerade.

Von den acht erwähnten Hühnchen hatten drei nur einerseits eine offene erste Kiemenspalte, und zwar ließ der jüngste von ihnen (66 Stunden) links eine dünne, aus Horn- und Darmdrüsenblatt bestehende Verschlussplatte erkennen, — die Spalte war also noch nicht entstanden; bei den anderen beiden Hühnchen, die älter waren (96 Stunden) und die erste Kiemenspalte nur einerseits offen zeigten, war an der anderen Seite schon die Bildung des Trommelfells eingeleitet, so dass die Spalte hier nicht mehr als offene wahrzunehmen war.

Im Maximum betrug die Öffnung der ersten Kiemenspalte (bei einem 90 Stunden alten Embryo), in dorso-ventraler Richtung gemessen, etwa 0,12 mm.

Bei allen mehr als 96 Stunden alten Embryonen war die Spalte in Folge der sich einleitenden Bildung des Trommelfells geschlossen.

Die zweite Kiemenspalte wurde bei 28 Embryonen offen gefunden, und zwar hatten 24 Embryonen beiderseits, die übrigen vier nur einerseits eine offene zweite Kiemenspalte. Drei Embryonen zeigten die zweite Kiemenspalte beiderseits noch nicht eröffnet; die tiefen inneren Kiemenfurchen waren durch dünne Membranen abgeschlossen. Diese Embryonen bezeichnen die frühesten Entwicklungsstufen des Kiemenspaltensystems, die ich untersucht habe (der eine Embryo war 66, der zweite 78, der dritte 84 Stunden alt).

Bei diesen drei Embryonen war die erste Kiemenspalte eröffnet (bei dem 78 und 84stündigen Embryo auf beiden Seiten, bei dem 66stündigen nur auf der einen). Es lehren somit auch diese Embryonen, dass das erste Kiemenspaltenpaar früher durchbricht, als das zweite. Der jüngste Embryo, bei dem die zweite Kiemenspalte sich eröffnet hatte, war 78 alt; in welcher Entwicklungsstufe sich aber die Spalte schließt, kann ich nicht angeben, da das älteste der von mir untersuchten Hühnchen (126 Stunden) noch eine offene zweite Kiemenspalte deutlich erkennen ließ. Die Spalte war im Maximum, in dorso-ventraler Richtung gemessen, 0,21 mm groß, was sich bei zwei Embryonen fand, von denen der eine 96, der andere 102 Stunden alt war.

Eine offene dritte Kiemenspalte wurde nur bei drei Embryonen gefunden, bei dem einen Embryo (108 Stunden) war die Spalte nur rechts offen, und es war die Öffnung in dorso-ventraler Richtung etwa 0,06 mm groß, links dagegen war eine Verschlussplatte vorhanden, die nur aus dem verschmolzenen Horn- und Darmdrüsenblatt bestand; von den zwei anderen Embryonen, die beiderseits eine dritte offene Kiemenspalte hatten, ist der ältere (108 Stunden) der vorhin beschriebene, bei dem jüngeren (96 Stunden) war die Öffnung rechts 0,03 mm in dorso-ventraler Richtung groß, links dagegen 0,06 mm.

Die vierte Kiemenspalte wurde bei keinem Embryo offen gefunden. Die weiten inneren Kiemenfurchen waren stets mit Verschlussmembranen versehen, die zum Theil aus dem verschmolzenen Horn- und Darmdrüsenblatt, zum Theil auch noch aus einer dazwischen liegenden Partie des mittleren Keimblattes bestanden.

Die Anlage zu einer fünften Kiemenspalte wurde bei sechzehn Embryonen konstatirt, von denen der jüngste 84, der älteste 120 Stunden alt war. Das Darmdrüsenblatt stand im Bereiche der fünften inneren Kiemenfurche in keinem Fall mit dem Hornblatt in Kontakt. Bei dem 126 Stunden alten Hühnchen war die Anlage zu einer fünften Kiemenspalte nicht mehr vorhanden.

In Betreff des Hühnchens ergibt meine Untersuchung somit, dass von den fünf Kiemenspaltenpaaren, die zur Anlage kommen, nur das erste und zweite sich in der Regel eröffnet; die Öffnungen des zweiten Kiemenspaltenpaares sind am größten und dieses Spaltenpaar persistirt am längsten.

Ein offenes drittes Kiemenspaltenpaar kommt nur sehr selten zu Stande: die Öffnungen sind sehr klein und bestehen, wie es scheint, nur eine kurze Zeit.



Für ein viertes und fünftes Kiemenspaltenpaar finden sich nur durch äußere und innere Kiemenfurchen gegebene Anlagen; im Bereiche der Anlage zum vierten Paar dringt das Darmdrüsenblatt noch bis zum Hornblatt vor und verschmilzt mit ihm, während im Bereiche der fünften inneren Kiemenfurchen das Darmdrüsenblatt nicht bis zum Hornblatt gelangt, worin sich ein höherer Grad von Rückbildung ausspricht, als bei der Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaar.

---

Vom Schaf habe ich dreißig Embryonen untersucht. Beim kleinsten derselben betrug die Entfernung von der am meisten vorspringenden Partie des Vorderhirns bis zum Nackenhöcker 1 mm, beim größten — 5,5 mm.

Unter allen diesen Embryonen habe ich nur zwei gefunden, bei denen ich offene Kiemenspalten konstatiren konnte. Es sind das zwei Embryonen, bei denen das oben angegebene Maß 3 mm beträgt. Bei beiden Embryonen finden sich vier deutlich ausgesprochene äußere Kiemenfurchen, denen vier innere, die zugleich viel tiefer sind, entsprechen.

Die zu den drei ersten Kiemenfurchenpaaren gehörenden Verschlussmembranen bestehen in ihrem weitaus größten Theil aus den beiden hier in Betracht kommenden Epithelschichten. Bei dem einen der beiden Embryonen sind die Verschlussmembranen, die zu der ersten und zweiten Kiemenspaltenanlage gehören, durchbrochen; die Öffnungen sind klein, doch aber ist die dem zweiten Kiemenspaltenpaare angehörige etwas größer als die des ersten Paares. Der in Fig. 6 abgebildete, diesem Embryo entnommene Schnitt liegt so, dass er auf der rechten Seite nur die erste, auf der linken die zweite Kiemenspalte zeigt ( $Ksp^1$ ,  $Ksp^2$ ). Bei dem anderen Embryo ist nur einseitig (rechts) eine erste und zweite Kiemenspaltenöffnung zu sehen; diese Öffnungen sind noch etwas kleiner als bei dem vorher erwähnten Objekt und betragen beide nur ca. 0,03 mm. Bei beiden Embryonen hat das die vierten inneren Kiemenfurchen auskleidende Darmdrüsenblatt das Hornblatt nicht erreicht, die Verschlussplatten sind hier somit dreischichtig.

Bei beiden Embryonen fehlt ferner eine Anlage zu einem fünften Kiemenspaltenpaar.

Die letztere hat sich auch bei keinem der anderen Embryonen auffinden lassen; und was die Anlage zu einem vierten Kiemen-

spaltenpaar betrifft, so war die Verschlussmembran auch an dem ältesten von mir untersuchten Embryo noch dreischichtig zu einer Zeit, wo bereits eine Obliteration der inneren Kiemenfurehe begann.

Die dritte innere Kiemenfurehe hat bei den jüngsten von mir untersuchten Embryonen (dieselben besaßen noch keine Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaar) das Hornblatt erreicht; die betreffenden Verschlussplatten sind bei allen von mir untersuchten Embryonen von der gleichen Beschaffenheit und nicht durchbrochen. Die Verschlussmembranen der Anlagen zur ersten und zweiten Kiemenspalte erscheinen auch bei den jüngsten von mir untersuchten Embryonen stärker verdünnt, als die Membranen der dritten Kiemenspaltenanlage, sind aber wie diese intakt.

Indem ich zum Schluss die Ergebnisse meiner Untersuchungen kurz zusammenfasse, glaube ich zunächst bemerken zu müssen, dass ich die Existenz wirklicher, offener Kiemenspalten bei allen drei oberen Wirbelthierklassen als sichergestellt ansehen darf; in Bezug auf die Reptilien und Säugethiere habe ich also, was die allgemeine Frage anlangt, C. K. HOFFMANN und FRORIEP beizustimmen, und in Betreff des Hühnchens muss ich MALL mit Bestimmtheit entgegen-treten, und bin nicht in der Lage, mit Sicherheit eine Erklärung dafür zu geben, dass MALL nicht wenigstens das zweite Kiemenspaltenpaar als ein offenes erkannt hat, von welchem VAN BEMMELEN mit Recht sagt, dass die nach außen führende Öffnung eine große ist.

Der Umstand, dass die von mir untersuchten Embryonen alle in gleicher Weise behandelt worden sind, doch aber die Befunde nicht nur bei den einzelnen Thierformen, sondern auch bei den einzelnen homodynamen Abschnitten des Kiemenapparates eines und desselben Thieres verschieden sind, scheint mir, abgesehen von dem schon früher Erwähnten für die Zuverlässigkeit der von mir angewandten Untersuchungsmethode zu sprechen, zumal die gefundenen Verschiedenheiten von morphologischen Gesichtspunkten aus sich sehr wohl interpretiren lassen.

Ich muss daher auch der Ansicht sein, dass die von HIS ausgesprochenen Zweifel im Allgemeinen aufzugeben seien, auch wenn spätere Untersuchungen ergeben sollten, dass bei Säugethieren faktisch die Existenz einer offenen ersten und zweiten Kiemenspalte nicht die Regel bildet. In Betreff der »vierten Kiemenspalte« muss aber zugegeben werden, dass die Vermuthung von HIS, es beruhe die anscheinende Evidenz der Durchgängigkeit auf Täuschung, durch die Untersuchung sich bestätigen lässt.

HIS<sup>1</sup> bemerkt in der Hauptsache gewiss mit Recht, es würden die Ergebnisse der glänzenden Arbeiten RATHKE'S »selbstverständlich in keiner Weise beeinträchtigt, wenn es gelingt, zu zeigen, dass die Spalten in Wirklichkeit verschlossen sind«; wenn HIS jedoch im Anschluss an diese Bemerkung nur den Einfluss bespricht, den ein solcher Nachweis auf die Terminologie haben müsse, so erscheint es gerechtfertigt, einen Zusatz zu diesem Passus zu machen und auch die vergleichend-anatomische Bedeutung zu erwähnen, welche der Nachweis wirklich offener resp. faktisch geschlossener Kiemenspalten besitzt. Der sichere Nachweis einer sich eröffnenden Anlage zu einer Kiemenspalte lässt den betreffenden Abschnitt des Kiemensapparates als primitiver erscheinen, als einen mit einer intakten Verschlussmembran versehenen; von diesem Gesichtspunkte aus hat es auch ein Interesse, die Größe etwaiger Öffnungen zu notiren, und die Zusammensetzung und Stärke der Verschlussmembranen zu untersuchen. Es kann für unsere Vorstellungen über die allmähliche Rückbildung eines von niederen Formen ererbten Apparates nicht gleichgültig sein, ob sich noch Thierformen finden lassen, bei welchen im Ganzen oder im Einzelnen die Hinweise auf frühere Einrichtungen noch relativ vollständig sind. In so fern wäre allerdings der theoretische Werth der RATHKE'schen Entdeckung in gewisser Weise beeinträchtigt worden, wenn sich hätte nachweisen lassen, »dass die Spalten in Wirklichkeit verschlossen sind«. Es darf als ein in vergleichend-anatomischer Hinsicht befriedigendes Ergebnis angesehen werden, dass in der That die Befunde bei den verschiedenen untersuchten Thierformen verschiedene sind. In dieser Hinsicht hat sich die Voraussetzung, von welcher bei der vorliegenden Untersuchung ausgegangen wurde, vollkommen bestätigt.

Relativ am primitivsten zeigte sich das Kiemenspaltensystem bei dem untersuchten Repräsentanten der Reptilien, indem bei *Lacerta vivipara* sicher Anlagen zu fünf Kiemenspaltenpaaren<sup>2</sup> und dazu noch eine Andeutung auf ein sechstes gefunden wurden. Bei dem untersuchten Vogel wurden Anlagen nur zu fünf Kiemenspaltenpaaren nachgewiesen, und das Säugethier, welches ich untersuchte, zeigte die Zahl der Anlagen schon auf vier reducirt, bei welchen nur in den zwei ersten wirkliche Spalten erschienen, die sehr klein sind und, wie es scheint, sich nicht konstant einstellen. Beim Hühnchen

<sup>1</sup> l. c. pag. 321.

<sup>2</sup> Ich habe also in dieser Beziehung C. K. HOFFMANN's und VAN BEMMELN's Angaben zu bestätigen.



dagegen können die drei ersten Kiemenspaltenpaare offen gefunden werden und wir dürfen von dem ersten und zweiten sagen, dass sie in der Regel sich eröffnen und relativ groß sind. Bei *Lacerta* lassen sich sogar vier offene Kiemenspalten finden (die vierte allerdings nur in einem Fall und auch nur an einer Seite), von denen die beiden ersten eben so konstant erscheinen, wie beim Hühnchen. Die Anlage zur dritten Kiemenspalte, welche bei *Lacerta* und beim Hühnchen zum Durchbruch gelangen kann, wurde beim Schaf stets mit einer Verschlussmembran versehen angetroffen. Beim Hühnchen kann die Anlage zu einer vierten Kiemenspalte eine zweischichtige Verschlussplatte haben, während beim Schaf diese Verschlussplatte auf früherer Stufe stehen bleibt, indem dieselbe stets noch eine Zone mittleren Keimblattes erkennen lässt; letztere Beobachtung stimmt mit dem Ergebnis *FRORIEP's* an einem Rinderembryo überein. Das Darmdrüsenblatt der fünften inneren Kiemenfurche berührte nur bei *Lacerta* das Hornblatt; beim Hühnchen spricht sich die weiter gegangene Reduktion dieser Kiemenspaltenanlage darin aus, dass das Darmdrüsenblatt stets durch eine mehr oder weniger breite Schicht des Mesoderm vom Hornblatt getrennt bleibt. Bei dem untersuchten Säugethier erreicht die Reduktion des hier untersuchten Organisationsverhältnisses den relativ höchsten Grad. Dass aber das beim Schaf Gefundene nicht für alle Säugethiere maßgebend sein kann, lehrt schon der Umstand, dass *FRORIEP* beim Rinde die drei ersten Spalten offen gefunden hat, und es ist zu untersuchen, wie sich die relativ primitivsten unter den jetzt lebenden Säugethiern verhalten werden. Die Vergleichung des Befundes am Kiemenspaltensystem von *Lacerta* und dem Hühnchen unterstützt die Auffassung, dass die Vögel höher differenzirt sind, als die Reptilien.

Auch die Verschiedenheiten, die man bei jeder der untersuchten Formen in der Größe der Öffnungen und in der Beschaffenheit der Verschlussplatten findet, sowie der Umstand, dass die mehr distal gelegenen Kiemenspaltenanlagen die relativ am wenigsten ausgebildeten sind, können leicht verstanden werden. Eine Betrachtung des Kiemenapparates der niederen Wirbelthiere lehrt, dass die auch bei diesen vorkommende Reduktion der Kiemenspalten und -Bogen die am meisten distal gelegenen zumeist betrifft und proximalwärts vorschreitet — und das spiegelt sich in der ontogenetischen Entwicklung der höheren Wirbelthiere wieder.

Dorpat, 3./15. Juli 1887.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XVI.

Die Kontouren der Abbildungen sind mit der OBERHÄUSER'schen Camera lucida unter Berücksichtigung etwaiger Defekte (wie in Fig. 1) entworfen worden. Im Interesse der Übersichtlichkeit der Figuren musste eine geringe Vergrößerung ( $\frac{55}{1}$ ) gewählt werden; es ist daher in den Abbildungen das histiologische Detail der in Betracht kommenden Keimblattantheile nicht wiedergegeben. Das Hornblatt ist als eine dunklere Zone dargestellt, das Darmdrüsenblatt als eine hellere Zone, welche beide das noch heller gehaltene Gebiet des mittleren Keimblattes begrenzen. Wo das Hornblatt und das Darmdrüsenblatt ohne scharfe Grenze in einander übergehen, ist das durch die Schattirung angedeutet. Wo diese Zonen in den Figuren gegen das Gebiet des mittleren Keimblattes nicht scharf abgegrenzt erscheinen, war in den Präparaten die Trennungsfläche der Epithelstrata und des mittleren Keimblattes nicht senkrecht getroffen worden. Die hellen Lücken im Gebiet des mittleren Keimblattes stellen Durchschnitte durch Gefäße dar. Die Schnitte wurden in der Ansicht von der dorsalen Seite abgebildet mit Ausnahme des in Fig. 1 wiedergegebenen, der in der Ansicht von der ventralen Seite abgebildet wurde.

Die Buchstaben bedeuten für alle Figuren:

<i>Hbl</i>	Hornblatt,	} die nähere Bezeichnung geschieht durch eine beigefügte Ziffer.
<i>Dbf</i>	Darmdrüsenblatt,	
<i>M.bl</i>	mittleres Keimblatt,	
<i>Mr</i>	Medullarrohr,	
<i>Aob</i>	Aortenbogen,	
<i>Kbg</i>	Kiemenbogen,	
<i>Ksp</i>	Kiemenspalte,	
<i>a.kfr</i>	äußere Kiemenfurche,	}
<i>i.kfr</i>	innere Kiemenfurche,	
<i>Ch</i>	Chorda dorsalis,	
<i>Utrf</i>	Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens,	
<i>Amn</i>	Amnion.	

Die Fig. 1, 2, 3 und 3a beziehen sich auf Embryonen von *Lacerta vivipara*. In Fig. 1 ist ein Schnitt durch einen Embryo, dessen Kopfgröße 1,75 mm betrug, abgebildet.

Fig. 2, 3 und 3a gehören zu einer und derselben Serie (Kopfgröße des Embryo 2,75 mm). Zwischen dem Präparat der Fig. 2, welches relativ am meisten dorsal liegt, und dem der Fig. 3 liegen drei Schnitte. Fig. 3a folgt ventralwärts unmittelbar auf Fig. 3.

Fig. 4. Hühnchen von 90 Stunden.

Fig. 5. Hühnchen von 108 Stunden.

Fig. 6. Schafembryo, bei welchem die Entfernung der prominirendsten Stelle des Vorderhirns vom Nackenhöcker 3 mm betrug.

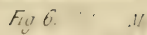


Fig.



Fig. 3 A. (551)

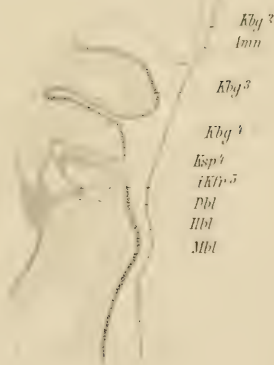




Fig. 5.1-3.1

Fig. 4. (55%)



*F. 6* *M*

Fig. 1. (55/1)

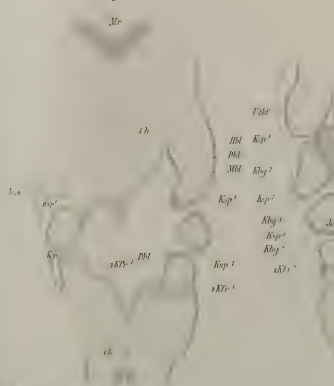


Fig. 2. (a)

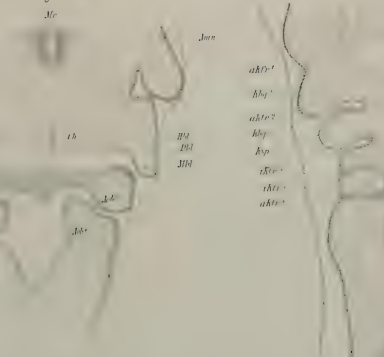


Fig 31.

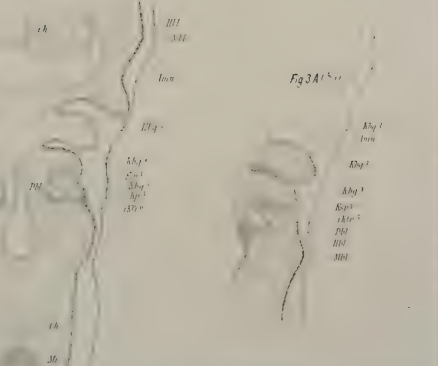
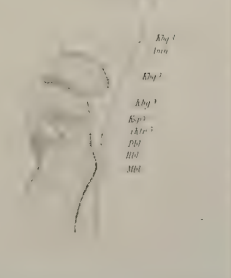


Fig 3A12.11



# Das Gehirn und die Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*.

Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes.

Von

**N. Goronowitsch.**

---

Mit Tafel XVII—XX.

---

»The influence of the nomenclature of human anatomy reflected downward upon the dawning Structures of the lower animals which culminate in Man, is nowhere more obstructive to a plain and true indication of the nature of parts than in regard to those of the brain.«

R. OWEN, Comp. Anat. I. pag. 294.

Die vorliegende Arbeit versucht einen Grundriss der Anatomie des Gehirnes und der Cranialnerven der primitivsten mir zugänglichen und in dieser Beziehung wenig studirten Formen zu geben. Sie versucht somit, das vorhandene Material unserer Kenntnisse über die indifferenten Verhältnisse des Kopfnervensystems niederer Wirbelthiere zu vermehren. Mehrere neuere Arbeiten verfolgen denselben Zweck, es sind somit die Wege zu einer methodisch durchgeführten morphologischen Erkenntnis des Wirbelthiergehirnes vorbereitet. Eine solche Erkenntnis ist zur Zeit noch ein Desiderat. Es werden sogar in der neueren neurologischen Litteratur oft Versuche gemacht, die indifferenten Verhältnisse der niederen Wirbelthiere vom Standpunkte der höheren Organisationen zu erklären. Dieser Fehler gegen die morphologische Methode wird in dem Maße beseitigt, als unsere Kenntnisse über die Struktur des Gehirnes niederer Wirbelthiere hinreichend wachsen.

Die Wahl des Untersuchungs-Objectes ist, wie gesagt, durch äußere Bedingungen bestimmt; und diese Wahl ist nicht die glücklichste und beeinträchtigt die Folgerungen. Nur das eingehende Studium der Gehirnstruktur der primitivsten Gnathostomen Cranioten, der Notidaniden, kann gewichtige Schlüsse über die primitivsten Verhältnisse des Gehirnes geben. Wenn ich mir jedoch erlaube, mehrere von mir gefundene Einrichtungen als sehr primitiv zu betrachten, so hoffe ich die Rechtfertigung dafür zu finden, indem ich auf die auffallende Ähnlichkeit der äußeren Struktur der Medulla oblongata der Knorpelganoiden und von *Hexanchus* verweise. Diese Ähnlichkeit der äußeren Struktur, so weit sie aus den Arbeiten von BUSCH, STANNIUS und GEGENBAUR zu erkennen ist, lässt einen primitiven Zustand der inneren Struktur der Medulla oblongata bei Knorpelganoiden als noch erhalten vermuthen.

Die schon in den Arbeiten GEGENBAUR's postulierte Duplicität des Trigeminus, welche eine vollkommene Bestätigung an dem Befunde bei *Acipenser ruthenus* fand, erwies als nothwendig auch die peripherischen Innervationsterritorien der beiden Nerven des Komplexes näher zu untersuchen. Auf eine vergleichende Besprechung der Strukturen der Oblongata der Knorpelganoiden und Knochenfische musste ich vorläufig leider verzichten. Die Behandlung dieser Frage scheint mir erst dann sicher durchführbar, wenn das peripherische Verhalten des Trigemino-Facialiskomplexes einer neuen Untersuchung unterworfen wird.

Bei der Untersuchung der inneren Struktur des Gehirnes habe ich Schnittserien benutzt, wie sie durch Paraffinbehandlung und Pikrokarminfärbung zu erhalten sind. Daher sind auch die Fragen der Detailhistologie von mir unberührt geblieben.

Eine Untersuchung der gröberen Anatomie des Gehirnes von *Amia calva* und des Vorderhirnes von *Polypterus senegalensis* ist vorgenommen, um das Vorderhirn dieser Formen mit denjenigen der Knorpelganoiden und Knochenfische zusammenzustellen. Endlich wurden von mir die embryonalen Hirnkrümmungen der Teleostier näher behandelt, um die Ansichten von A. GÖTTE über die morphologische Hirnachse durch neuere Untersuchungsmethoden zu prüfen und auf Grund dieser Ansichten die Krümmung des Gehirnrohres der Knorpelganoiden zu beurtheilen.

Einige Ergebnisse meiner auf die Gehirnanatomie speciell gerichteten Untersuchungen erlaubten allgemeinere Fragen der Morphologie des Kopfes der Wirbelthiere zu berühren. Die eigenthüm-



liche Krümmung des Gehirnrohres der Notidaniden und anderer primitiven Formen ließen sich als Erklärungsprincip der Form des primitiven Schädels anwenden. Dabei war es möglich, mit Bezug auf die Lehren von GEGENBAUR, sowie der treffenden Ansichten von GÖTTE über die Gehirnmorphologie etwas näher die gegenseitigen Beziehungen des chordalen und prächordalen Abschnittes des Schädels zu beurtheilen.

Die Resultate der histologischen Untersuchung der Nervenursprungsstätten, sowie der dorsalen und ventralen Komponenten einiger cranialen Nerven veranlassten mich, unter Herbeiziehung einiger neuen Angaben die Frage über die Homodynamie der Cranial- und Spinalnerven näher zu besprechen.

Durch diese Zeilen hoffe ich den scheinbar heterogenen Stoff dieser Arbeit hinreichend motivirt zu haben.

## I. Anatomie des Gehirnes von *Acipenser ruthenus*<sup>1</sup> und *Amia calva*.

### Das Vorderhirn der Knochenfische.

Wenn man die membranöse Decke des Hinterhirnes von *Acipenser ruthenus* abtrennt (Fig. 6), so erblickt man den Boden und die Gebilde der seitlichen Theile des sehr langen Ventriculus IV. Auf der Mittellinie des Bodens verläuft eine Längsfurche. Zu beiden Seiten derselben liegen zwei Längswülste, — ich werde diese Wülste als hintere Längsbündel bezeichnen (*Hl*). Zwei tiefe Rinnen verlaufen rechts und links von den hinteren Längsbündeln und trennen diese letzteren von den lateralen Wänden des vierten Ventrikels, welche in ihre ventralen Theile fast vertikal aufsteigen. Diese Verhältnisse sind auf Querschnitten durch das Hinterhirn (Taf. XX Fig. 45—50) zu sehen. In der Nähe der hinteren Peripherie des Cerebellum findet man am Boden der Rautengrube zwei beiderseits quer-verlaufende weiße Stränge. Diese Stränge erscheinen als nach rechts

<sup>1</sup> In der für ontogenetische Angaben so werthvollen Arbeit von SALENSKY (27) ist die Anatomie des erwachsenen Gehirnes von *A. ruthenus* höchst ungenügend geschildert. Die kurze Beschreibung des Mittelhirnes ist durch eine unrichtige Anwendung der Bezeichnungen »torus longitudinalis« und »tori semicirculares Halleri« verdunkelt. SALENSKY fand die membranöse Decke des Vorderhirnes bei *Acipenser*, beschrieb aber ihre anatomischen Verhältnisse nicht. Die Lobi olfactorii sind von SALENSKY gar nicht erwähnt.

und links gerichtete Abzweigungen der hinteren Längsbündel. Sie durchziehen in ihrem queren Verlauf die Rinnen, welche zu beiden Seiten der hinteren Längsbündel liegen und verschwinden bald in den seitlichen Wänden des vierten Ventrikels. Diese Stränge sind von STANNIUS (2) beschrieben und abgebildet worden. Er vermuthete, dass sie mit dem Acusticus in Zusammenhang stehen. Ich finde aber, dass sie Faserbündel der ventralen Wurzel des N. facialis sind. Diese Faserbündel füllen an den Stellen ihres Verlaufes vollständig die seitlichen Rinnen. Proximalwärts erscheinen die Rinnen wieder und setzen sich fort bis zu den mittleren Querschnittsebenen des Cerebellum, wo sie allmählich verschwinden. An dieser Stelle werden auch die Wülste der hinteren Längsbündel allmählich niedriger (Taf. XX Fig. 52).

Der ventrale Abschnitt der seitlichen Wände des vierten Ventrikels liegt, wie gesagt, fast vertikal. Dorsal tragen diese Wände zwei sehr entwickelte Längsstränge (Taf. XX Fig. 45—49 *Lv*), welche die Höhle des vierten Ventrikels stark verengen. Diese Stränge sind schon in den Querschnittsebenen der hinteren Ecke des vierten Ventrikels sehr voluminös. Sie sind hier die am meisten dorsal liegenden Gebilde der Wände (Taf. XX Fig. 45). Proximalwärts werden sie durch andere Theile bedeckt (Fig. 46, 47). Die betreffenden Stränge sind die Lobi vagi der Autoren. Der Kürze wegen kann man diese Bezeichnung behalten, jedoch mit der Bemerkung, dass die sogenannten Lobi vagi in der That complicirtere Gebilde darstellen. Ihre distalen Abschnitte sind als Ursprungsstätten der Fasern der dorsalen Wurzeln des Vagus, des Glossopharyngeus und des Facialis aufzufassen. Ihre proximalen Abschnitte bestehen hauptsächlich aus längsverlaufenden Fasern der dorsalen Wurzeln des N. facialis.

Die Lobi vagi setzen sich von der distalen Ecke des vierten Ventrikels als halbcylindrische Stränge proximalwärts fort. In der Gegend der Austrittsstellen des Vagus und des Glossopharyngeus sind sie stark verdickt. Proximalwärts werden sie viel schmaler. Schiebt man die dorsalwärts liegenden Theile, welche die proximalen Abschnitte der Lobi vagi bedecken, zur Seite, so sieht man die sogenannten Lobi vagi an einer gewissen Stelle der Rautengrube plötzlich lateralwärts umbiegen; dabei verschwinden sie sofort in das Gewebe der Wände des vierten Ventrikels. Mit einem Scherenschnitt kann man die Wand an der betreffenden Stelle spalten, man überzeugt sich dann, dass der verschwundene Strang lateralwärts

und etwas schief dorso-ventral in der Dicke der Wand verläuft und als feinfaserige dorsale Wurzel des Facialis austritt (Fig. 50 *Id.*). Die Untersuchung der Schnittserien begründet das Resultat.

Proximal von der Stelle, wo die dorsale Facialiswurzel seitlich umbiegt, sieht man einen sehr schmalen Längsstrang nach vorn verlaufen. Man erkennt den Strang deutlich auf Querschnitten (Fig. 52 *FCb*). An mit Salpetersäure behandelten Gehirnen ist er auch durch eine weiße Farbe leicht zu erkennen. Dieser Strang ist ein Faserkomplex, der aus dem Cerebellum kommt und der dorsalen Wurzel des Facialis sich zugesellt.

In den Austrittsebenen des Vagus und des Glossopharyngeus trägt der distale Abschnitt der Lobi vagi eine Reihe von Anschwellungen: die letzteren sind bei *Acipenser ruth.* von den dorsalwärts liegenden Theilen bedeckt, daher auf Taf. XVII Fig. 6 nicht sichtbar. Solche, für manche Selachiergehirne charakteristischen Gebilde, sind auch beim Stör von STANNIUS und von BUSCH beschrieben worden. Diese Anschwellungen variiren individuell in der Zahl sowie auch in der Stärke der Entwicklung bei *Acipenser*.

Schon in den distalen Abschnitten der Rautengrube werden die Lobi vagi von zwei Strängen bedeckt, welche allmählich nach vorn dicker werden (Taf. XX Fig. 46 *DI*). Diese Gebilde werde ich als dorso-laterale Stränge bezeichnen. Im hinteren Viertel des Ventriculus IV werden die so eben erwähnten Stränge durch Markleisten bedeckt (Taf. XVII Fig. 6, Taf. XX 47—53 *CL*). Ich werde diese Leisten als Cerebellarleisten bezeichnen, was ich später damit begründen werde, dass ich die Identität der Struktur dieser Leisten mit der sogenannten Rindenschicht des Cerebellum darlege. Proximal gehen die Cerebellarleisten ununterbrochen in die seitlichen Theile des Cerebellums über. Im vorderen Drittel des vierten Ventrikels, dorsalwärts von den Cerebellarleisten, liegen zwei flache, ovale Höcker (Fig. 6 *Lt*). Sie werden von der membranösen Decke des vierten Ventrikels bedeckt (Taf. XX Fig. 49, 50 *Lt*) und sind die Lobi trigemini der Autoren. Man kann die Bezeichnung mit der Bemerkung beibehalten, dass sie die Ursprungsstätte der dorsalen Wurzeln der Nervi trigemini II sind (Fig. 50 *T.II.d*). Die Cerebellarleisten sind von den ventralwärts liegenden dorso-lateralen Strängen durch eine leichte Furche getrennt. Proximal werden sie allmählich dicker und bilden seitliche leichte Vorsprünge der Wände der Medulla oblongata, welche der Corpora restiformia der höheren Wirbelthiere der äußeren Form nach ähneln. Vor den Lobi trigemini steigen sie bogen-



förmig gegen die dorsale Fläche des Cerebellums und bilden einen wesentlichen Theil der Pedunculi cerebelli (Taf. XVII Fig. 9 *PC*). Gegen die Bezeichnung der so eben beschriebenen Theile als »Corpora restiformia« hat sich FRITSCH (66 pag. 81) ausgesprochen, indem er die Fortsetzung der Cerebellarstruktur in das Nachhirn bei Selachiern konstatierte. (Vgl. auch VIAULT 57 pag. 495.)

Bei der Eröffnung der Occipitalregion des Schädels der Knorpelganoiden findet man unter dem Knorpel eine Anhäufung schwammigen Gewebes von besonderem Charakter. Dieses liegt auf der membranösen Decke des vierten Ventrikels und setzt sich eine Strecke weit distalwärts bis zur Austrittsstelle der ersten Spinalnerven fort. Wenn man dieses Gewebe in situ lässt und das Gehirn im breitgeöffneten Schädel erhärtet, so kann man die Form der membranösen Decke gut erhalten, wie es die Fig. 9 darstellt. Die Decke des vierten Ventrikels bildet ein dorsal etwas abgeflachtes Gewölbe. Auf der Mittellinie desselben verläuft eine seichte Längsfurche. Etwas distal von der hinteren Peripherie des Cerebellum sendet die Furche zwei Äste aus. Sie verlaufen lateralwärts parallel der hinteren Peripherie der seitlichen Theile des Cerebellum. Ein schmaler Abschnitt der Decke, proximal von den seitlichen Ästen der Rinne, ist gewöhnlich stark pigmentirt, dorsalwärts konvex und von Querleisten bedeckt (Fig. 9).

Von der ventralen Seite betrachtet ist die membranöse Decke im hinteren Drittel des Ventrikels glatt (Fig. 6). Im mittleren Drittel trägt sie eine Reihe komplicirter Falten, welche quer und etwas caudalwärts gerichtet sind. Sie entspringen von der Mittellinie der Decke und werden in den seitlichen Theilen allmählich niedriger. An der Stelle der ventralen Fläche der Decke, welche dem Verlaufe der Äste der dorsalen Rinne entspricht (Fig. 6 *x*), findet man, dass die Falten von den Stellen dieser Äste entspringen und federfahnenartig nach beiden Seiten verlaufen. Auf Schnitten sieht man die Falten aus reich entwickelten Duplikaturen der epithelialen Lamelle der Decke bestehen (Fig. 48 *D*). In diese Duplikaturen dringen vascularisirte Fortsätze von Bindegewebe. Das ganze Gebilde ist also ein stark entwickelter Plexus chorioideus. Im hinteren Drittel des Ventrikels besteht der mittlere Abschnitt der Decke aus stark abgeflachten Zellen, welche in den seitlichen Theilen allmählich höher werden und kontinuierlich in die Zellen des Ependymepithels des Ventrikels übergehen. In den distalen Abschnitten des Ventrikels findet die Anheftung der Decke lateralwärts von den Lobi vagi statt.

Proximal besitzt die Decke überall Epithelzellen kubischer Form. Ihre Anheftung findet an der dorsalen Fläche der dorso-lateralen Stränge statt. In der Gegend der Cerebellarleisten verläuft die Anheftungslinie der Decke auf den lateralen Theilen der Leisten. Proximal steigt die Anheftungslinie dorsalwärts. In der Gegend der Lobi trigemini liegt sie unmittelbar an der Grenze zwischen Lobus trigemini und der Cerebellarleiste. An der Austrittsstelle der dorsalen Wurzel des Trigeminus II liegt die Decke unmittelbar dorsal von den austretenden Fasern (Taf. XX Fig. 50). Auf der dorsalen Fläche des Cerebellum ist die Anheftungslinie der Decke auf Taf. XVII Fig. 6 durch Punktiirlinien dargestellt. Das Epithel der Decke geht unmittelbar in das Epithel über, welches die ventrale Fläche des Cerebellum überzieht.

Das Cerebellum von *Acipenser* zeigt im Allgemeinen dieselben Verhältnisse als das der Knochenfische. Im Speciellen aber bestehen gewisse Abweichungen, welche eine direkte Vergleichung erschweren.

Auf Fig. 6 ist das Cerebellum von der dorsalen Fläche dargestellt; das Tectum opticum ist entfernt. Man sieht in der Höhle des Mittelhirnventrikels einen dreilappigen Körper (*Vc*). Dieser entspricht der Valvula cerebelli der Knochenfische. Auf dem Medianschnitt (Taf. XVIII Fig. 17) sieht man, dass die Valvula fast die ganze Höhle des Mittelhirnes ausfüllt. Sie bildet eine dickwandige, querliegende Falte. Das dorsale Blatt der Falte *vc'* geht kontinuierlich in das Gewölbe des Mittelhirnes über (Tectum opticum). Das ventrale Blatt der Falte *vc''* geht in das Cerebellum über. In der distalen Hälfte der Valvula gehen die seitlichen Theile des dorsalen sowie der ventralen Blätter in die seitlichen Theile des Gehirnrohres über (Taf. XX Fig. 56). Medial sind die beiden Blätter durch einen Spalt von einander getrennt. In diesen dringt von hinten ein Fortsatz von Arachnoidalgewebe<sup>1</sup>. In der proximalen Hälfte der Valvula, wo das ventrale Blatt in das dorsale umbiegt, sind die seitlichen Verbindungen der Valvula mit den Wänden des Gehirnrohres dünner. Der vorderste Abschnitt der Valvula setzt sich frei, ohne seitliche Verbindungen in die Höhle des Ventrikels fort.

Auf dem Medianschnitt (Taf. XVIII Fig. 17) sieht man die mittleren Theile des Cerebellum von fast derselben Länge wie die Valvula, welche den größten Theil des Mittelhirn-Ventrikels einnimmt. Es

<sup>1</sup> Nach SAGEMEHL (10) fasse ich die unmittelbar dem Gehirne aufliegende Hirnhaut der Fische als von einander undifferenzirte Pia und Arachnoidea auf.

geht daraus hervor, dass das Cerebellum der Knorpelganoiden, trotz einiger Angaben, ein weit mehr entwickeltes Gebilde darstellt, als das Cerebellum der Cyclostomen oder Amphibien.

Die seitlichen Theile des Cerebellum bilden zwei starke Vorsprünge (Taf. XVII Fig. 6). Ventral gehen sie bogenförmig in die dorso-lateralen Abschnitte der Wände des vierten Ventrikels über. Wir werden sie der Kürze wegen als »Pedunculi« bezeichnen. Dabei ist zu bemerken, dass ihre Struktur und Bedeutung von jener der Pedunculi cerebelli der höheren Wirbelthiere durchaus verschieden sind. Die Pedunculi gehen in den dorsalen Abschnitt des Körpers des Cerebellum über. Sie setzen sich distalwärts als zwei blattförmige Anhänge der dorsalen Fläche des Körpers fort. Diese Anhänge umkreisen die hintere Peripherie des Cerebellum und bilden eine dorsale Kante, welche in den hinteren Abschnitten sich allmählich verschmälert (Taf. XX Fig. 52, 53 *F*). Diese Kante entspricht offenbar dem mittleren Verbindungsstück der Fimbriae der Selachier (vgl. 66 pag. 34). Ich werde sie als »Fimbria« bezeichnen. Die Seitentheile des Körpers tragen zwei dicke Wülste (Fig. 52, 54 *W*), welche proximal in die vorderen Theile der Pedunculi übergehen. Die ventrale Fläche des Körpers bildet einen Vorsprung in die Höhle des vierten Ventrikels. Diesen Vorsprung bezeichne ich als Kiel (*K*). Der Kiel setzt sich durch die ganze Länge der Valvula fort. Er bildet den mittleren Lappen der letzteren (Taf. XVII Fig. 6 *K*), geht auf das dorsale Blatt über und reicht bis zu den hinteren Abschnitten des Tectum opticum.

Das Gewölbe des Mittelhirnes (Tectum opticum) ist bei Acipenser nicht so deutlich wie bei Knochenfischen in zwei Lobi getheilt. Die Längsachse der Gewölbe steht beinahe senkrecht zur Längsachse der Medulla oblongata. Die Basis des Mittelhirnes bildet eine direkte Fortsetzung der Basis der Medulla oblongata (Taf. XVII Fig. 9, XVIII Fig. 17). Die Tori semicirculares Halleri sind nur durch sehr schwach ausgesprochene Verdickungen der lateralen Abschnitte der Basis des Mittelhirnes dargestellt (Taf. XXI Fig. 55 *TH*). Diese Tori fehlen bekanntlich auch bei Selachiern. Der vordere Abschnitt der Basis des Mittelhirnes fällt steil ventralwärts ab und geht in die Wandung des stark entwickelten Lobus infundibuli über. Die seitlichen Wände des Lobus infundibuli bilden zwei runde seitliche Vorsprünge, Lobi inferiores, welche eine breite Höhle einschließen (Taf. XXI Fig. 63). Der hintere Abschnitt des Lobus setzt sich in einen breiten membranösen Sack, den sogenannten Saccus vasculo-



sus (*So*) fort. Ventral ist der Lobus mit der zweilappigen Hypophysis (*Hy*) in Verbindung.

Ich gehe nun zur Beschreibung des Vorderhirnes über. Aus den Untersuchungen von RABL-RÜCKHARD (20, 21) ging hervor, dass das Vorderhirn der Knochenfische eine membranöse dorsale Decke besitzt. Die ventrale Wand besteht aus zwei dicken gangliösen Massen, welche frühere Forscher als Hemisphären bezeichneten. Dieselbe Beschaffenheit zeigt das Vorderhirn aller von mir untersuchten Ganoiden.

An der Stelle der dorsalen Oberfläche des Gehirnes, da wo das Gewölbe des Mittelhirnes in das Gewölbe des Vorderhirnes übergeht, entspringt die Epiphyse, die konstante Grenze jener beiden Gehirnabschnitte. Ihr proximaler Abschnitt ist in eine Rinne der dorsalen, membranösen Anhangsgebilde des Vorderhirnes gelagert (Taf. XVII Fig. 9, XXI Fig. 62 *Ep*). Daher ist auch dieser Abschnitt der Epiphyse von der dorsalen Seite des Gehirnes ohne Präparation nicht zu sehen. Der proximale Abschnitt der Epiphyse ist sehr dünn und besitzt ein enges kanalartiges Lumen. Distal ist das Lumen oblitterirt, erscheint aber wieder in dem verbreiterten Endabschnitte der Epiphyse. Dieser distale Abschnitt steckt in einer Nische des Knorpelcraniums, wie es STANNIUS schon beschrieben hat (4, pag. 134). Dieses Verhalten der Epiphyse ist auf Taf. XVIII Fig. 17 dargestellt. Das Gehirn wurde zur Herstellung des Präparates mit einem Theil des Knorpelcranium geschnitten. Das distale Ende der Epiphyse liegt also bei Knorpelganoiden nicht extracranial wie bei Selachiern (46).

Das ganze Gewölbe des Vorderhirnes ist membranös und besteht aus einer verschiedenartig gefalteten Epithellamelle (Taf. XXI Fig. 62, Taf. XXII Fig. 78, 79 *D*). Nur der Gewölbtheil der Lobi olfactorii besteht aus dicken Markwandungen (Taf. XXII Fig. 72, 74). Zwischen der Decke des Vorderhirnes und der Epiphyse liegt ein breiter membranöser Sack (Taf. XVIII Fig. 17 *Ds*), dessen Höhle distalwärts in breiter Kommunikation mit der Höhle des Vorderhirnes steht. Das blinde Ende des Sackes ist proximalwärts gerichtet. Der Sack ist also als ein breiter Divertikel der Vorderhirndecke aufzufassen, welcher proximal von der Ursprungsstelle der Epiphyse entspringt. Wir wollen ihn der Kürze wegen als Dorsalsack bezeichnen. Nach dieser Übersicht des Gesamtbaues sind die Detailverhältnisse leichter darzustellen.

Das Tectum opticum geht mittels einer queren dickwandigen

Falte in das Vorderhirngewölbe über (Taf. XVIII Fig. 17 *Cp*). Die Falte bildet einen Vorsprung in die Höhle des Mittelhirnventrikels und theilt dessen vordersten Abschnitt in zwei Etagen (Taf. XXI Fig. 63). Die dicke Wand der Falte besteht hauptsächlich aus Querfaserzügen der Commissura posterior. In den Querschnittsebenen, welche unmittelbar proximal liegen, trifft man den Ursprung der Epiphyse (Taf. XXI Fig. 59 *Ep*). Zu beiden Seiten der Epiphyse liegt je eine polsterartige Markmasse (*gh*). Die rechte ist bedeutend stärker entwickelt als die linke, der Querschnitt ist daher unsymmetrisch (Fig. 60). An diese Gebilde sind zwei Epithellamellen angeheftet (Fig. 59 *DD'*). Nach vorn rücken die medialen Anheftungsstellen dieser Lamellen gegen einander und bilden schließlich eine einheitliche Lamelle (Fig. 60 *D*), nämlich die Decke des Vorderhirnes. Nach hinten endigen die beiden Höhlen (*DD'*) blind. Auf die dorsale Oberfläche dieser Decke legt sich der proximale Abschnitt der Epiphyse. Die paarigen asymmetrischen Gebilde (*GH*), welche in den distalen Ebenen mit einander medial verbunden sind, sind proximal von einander getrennt und bilden zwei Vorsprünge in den Vorderhirnventrikel (Fig. 60). Dieses sind die bei den Knochenfischen als Tubercula intermedia und Ganglia habenulae bekannten Gebilde.

Das rechte Ganglion ist, wie gesagt, bedeutend größer als das linke. Auf einer von hinten angelegten Querschnittsserie endet also das linke Ganglion eher als das rechte. An der Stelle der vorderen Peripherie des linken Ganglion dringt eine seitliche Duplikatur der membranösen Decke des Vorderhirnes in den Vorderhirnventrikel; sie ist auf dem proximalen Querschnitt (Taf. XXI Fig. 62 *Dp*) dargestellt. Die Duplikatur hat eine ziemlich komplizierte Beschaffenheit. Die Epithellamelle, aus welcher sie besteht, bildet viele Falten und sackförmige Ausstülpungen, in welche Fortsätze von Bindegewebe und Gefäße eingeschlossen sind. Sie hat also die Struktur eines Plexus chorioideus. Ein aufmerksames Studium der kontinuierlichen Serie zeigt nirgends eine Kontinuitätsunterbrechung der Epithellamelle. Die Höhle des Ventrikels des Vorderhirnes ist also überall geschlossen und von dem umgebenden Bindegewebe durch die Epithellamelle abgetrennt. An der vorderen Peripherie des rechten Ganglion habenulae berührt der Rand der Duplikatur die entgegengesetzte Wand des Gehirnrohres und geht in die letztere über. Die dorsale Lamelle der Duplikatur bildet die ventrale Wand des dorsalen Sackes. Die ventrale Lamelle bildet die membranöse Decke des Vorderhirnes (Taf. XXI Fig. 64, Taf. XXII Fig. 78).

Aus dieser Beschreibung ist ersichtlich, dass die Öffnung des dorsalen Sackes in dem Ventrikel des Vorderhirnes in einer asymmetrischen Ebene liegt. Der Rand dieser Öffnung ist durch den Rand der Duplikatur gebildet und verläuft asymmetrisch von links nach rechts und von hinten nach vorn. In mehr nach vorn liegenden Querschnittsebenen findet man zwei getrennte Höhlen: eine glattwandige dorsale, die Höhle des Dorsalsackes, und eine ventrale, die Höhle des Vorderhirnes. Die dorsale Wand dieser letzteren ist überall membranös; ihre lateralen Abschnitte sind glatt: der mediale Abschnitt zeigt reich ausgebildete Plexusfalten. Der ventrale Abschnitt des Gehirnrohres dieser Gegend besteht aus dicken paarigen Markmassen, wie es der Durchschnitt Fig. 64 zeigt. In den vorderen Querschnittsebenen sind diese Markmassen dorsal stärker entfaltet und gehen allmählich in die dicken Basalganglienmassen über, welche den Boden des Vorderhirnes (Taf. XXII Fig. 79 *BC*) bilden. Die Anheftungsstelle der membranösen Decke liegt etwas ventral von den dorsolateralen Rändern dieser Ganglienmassen. Ich bezeichne diese Ganglien als Basalganglien.

Bis zu den Querschnittsebenen der Lobi olfactorii ist an den Basalganglien nichts Besonderes zu notiren. Die membranöse Decke aber ändert in den vorderen Abschnitten ihre Beschaffenheit. Auf ihrer medialen Strecke erscheint ein immer komplicirteres System von Falten. Diese mittlere Strecke dringt in die Höhle des Ventrikels ein, und bildet eine Art von Falx cerebri. Diese Falx ist in den vorderen Abschnitten stärker entwickelt und dringt tiefer in den Ventrikel ein (Fig. 79). Die seitlichen Abschnitte der Decke werden ebenfalls komplicirter. Sie umwachsen allmählich den dorsalen Sack seitlich, so dass der distale Abschnitt des Sackes in einem reich entfalteten Plexusgebilde eingeschlossen liegt, welches von der Decke des Vorderhirnes ausgeht (Taf. XX Fig. 51 *Pf*). Aus dieser Beschreibung der Epiphyse und des dorsalen Sackes ist ersichtlich, dass ich die Angaben von CATTIE (45) bezüglich dieser Gebilde bei Knorpelganoiden im selben Sinne zu ändern versuche, wie RABL-RÜCKHARD bezüglich der Angaben dieses Forschers über die nämlichen Gebilde bei Knochenfischen (20).

Etwas distal von der Ursprungsstelle der Lobi olfactorii erscheint auf der dorsomedialen Oberfläche der Basalganglien eine Rinne, deren Verlauf sich nach vorn auf die mediale Seite der Ganglien senkt. Die Ganglien werden immer kleiner, die Rinne setzt sich direkt in die Höhle der Lobi olfactorii fort (Taf. XXII Fig. 79, 73 *r*).



STANNIUS (2) bezeichnet nach dem Vorgange älterer Autoren das ganze Vorderhirn der Knorpelganoiden als Lobi olfactorii. Das Gebilde (Taf. XVII Fig. 9 *Lo*) bezeichnet er als Tubercula olfactoria. Diese Nomenklatur ist unpassend, denn sie setzt das ganze Vorderhirn der Knorpelganoiden in Beziehung zum Geruchsorgan. Eine solche exklusive Beziehung ist durch die Untersuchung der Struktur des Vorderhirnes nicht nachzuweisen. Ein großer Theil des Vorderhirnes kann bei Knorpelganoiden nicht in irgend welches direktes Verhältniß zum Geruchsorgane morphologisch gestellt werden. Dasselbe gilt für Knochenfische. Theoretisch ist es allerdings möglich, bei niederen uns unbekannten Formen eine ausschließliche Beziehung des Vorderhirnes zum Geruchsorgan zu vermuthen. Darauf werde ich später zurückkommen.

Die Lobi olfactorii der Knorpelganoiden sind hohl, ihre Wände, wie es seit BUSCH und STANNIUS bekannt ist, sind überall gleich dick. In ihren hinteren Querschnittsebenen sind die beiden Lobi ventral durch eine schmale und dünne Epithellamelle verbunden. Ihrer dorsalen Oberfläche ist die membranöse Decke des Vorderhirnes angeheftet (Taf. XXII Fig. 72 *D*). Die mediale Falx der Decke senkt sich tief in den Ventrikel des Vorderhirnes. In den vorderen Querschnittsebenen der Lobi rücken die Anheftungslinien der Decke des Vorderhirnes allmählich medialwärts; sie erreichen schließlich die Epithellamelle, welche die Lobi verbindet. Die Falx erreicht ebenfalls diese ventrale Lamelle und geht in dieselbe über (Fig. 74). Von dieser Stelle an bildet die membranöse Decke zwei paarige nach vorn auf eine kurze Strecke sich fortsetzende Säcke (Fig. 75 *H*). Ventral und lateral von diesen Säcken liegen die Lobi olfactorii (*Lo*), die sich weiter nach vorn als die vordere Grenze der paarigen Säcke fortsetzen.

In diesem Verhalten des Vorderhirnes bei *A. ruthenus* erkenne ich Spuren einer Paarigkeit des Vorderhirnes, welche in einer stark entwickelten Falx, sowie in den paarigen membranösen Säcken (*H*) seiner vorderen Abschnitte bestehen. Das Vorderhirn der Knochenfische ist bekanntlich in dieser Beziehung einfacher gebaut.

Nach den Untersuchungen von SAGEMEHL (11) über das Cranium von *Amia calva* und der Characiniden ist die wichtige phylogenetische Stellung von *Amia* in dem Stamme der Knochenfische mit noch größerer Schärfe hervorgetreten. Die wichtige phylogenetische Bedeutung dieser Form veranlasste mich, so weit es möglich war, das Gehirn derselben zu untersuchen. Ich erhielt ein einziges, für

anatomische Zwecke gut erhaltenes Exemplar, an welchem freilich das Gehirn nur für gröbere Anatomie geeignet war. Ich beschränke mich daher hier nur auf die letzte. Das herausgenommene Gehirn wurde sofort untersucht und gezeichnet, in toto mit Pikrokarmine gefärbt, langsam in einem Luftbade mit Paraffin durchtränkt und in eine Querschnittsserie zerlegt. Die Schnittfläche war jedes Mal durch Kollodium bepinselt, um die etwa vorhandenen Epitheldecken in situ zu behalten. Die Cerebellumgegend ward nach dem Verfahren von BORN modelliert.

Die dorsalen und seitlichen Oberflächen des Gehirnes von *Amia* sind von einer dicken Schicht von Fettgewebe umhüllt. Es ist nach SAGEMEHL die Dura mater. In diesem Fettgewebe steckt das distale Ende der ziemlich langen Epiphyse. Sie erreicht nicht das Gewölbe des sehr dünnen Knorpelcranium (Taf. XVII Fig. 10).

Der vierte Ventrikel ist in Vergleichung mit den Knorpelganoiden kürzer. Die dorsolateralen Abschnitte seiner Wände bilden zwei seitliche schwache, wulstartige Vorsprünge, welche durch eine bogenförmige Umbiegung in die Pedunculi cerebelli übergehen. Es sind das die sogenannten »Corpora restiformia«. Ob diese »Corpora restiformia« der Cerebellarleiste der Knorpelganoiden oder nur dem dorsolateralen Strang entsprechen, konnte ich bei dem Konservationszustande des Gehirnes nicht sicher ermitteln. Auf der Oberfläche der Corpora restiformia sieht man eine Reihe von Querleisten, welche aus Marksubstanz bestehen. Solche Querleisten sind auch beim Sterlet in den Abschnitten der Pedunculi, welche vor den Lobi trigemini liegen, zu finden. Diese Leisten haben das Aussehen eines Abdruckes der stark entwickelten Plexusfalten der membranösen Decke des vierten Ventrikels.

Die Vergleichung eines Querschnittes der Medulla oblongata von *Amia* (Taf. XIX Fig. 20) mit dem eines Sterlet ergibt sofort die allergrößte Übereinstimmung. Auf dem Boden des Ventrikels sieht man die hinteren Längsbündel (*Hl*), lateralwärts die Lobi vagi (*Lv*); dorsal sind die Lobi vagi durch eine Rinne von einem dorsalen Abschnitt getrennt. Die Bedeutung dieses Abschnittes konnte, wie gesagt, von mir nicht ermittelt werden. Die Lobi vagi werden nach vorn zu immer schmaler. In den Querschnittsebenen der hinteren Abschnitte des Cerebellum verschwinden sie plötzlich in den seitlichen Wänden des Ventrikels. Ob die hinteren Abschnitte der Lobi vagi solche Anschwellungen wie bei Knorpelganoiden tragen oder nicht, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Die sogenannten Corpora restiformia gehen in die Pedunculi cerebelli über (Taf. XVII Fig. 10 *Pc*). Die letzteren bilden zwei starke seitliche Vorsprünge und steigen bogenförmig dorsalwärts. Die vordere Peripherie der Pedunculi setzt sich scharf von den seitlichen Theilen des Cerebellum ab, die hintere geht allmählich ohne scharfe Grenze in die hinteren Theile des Cerebellum über (Fig. 10). Der Körper des Cerebellum hat im Querschnitt eine halbcylindrische Form (Taf. XIX Fig. 21—25). Sein vorderer Abschnitt, die Valvula cerebelli, senkt sich unter das Tectum opticum. Im Mittelhirnventrikel bildet sie eine quere Falte, deren dorsale Lamelle in das Tectum opticum umbiegt. Es ist genau das von Knochenfischen bekannte Verhalten. Der hinterste Abschnitt des Cerebellum bildet eine kompakte Markmasse. In etwas nach vorn liegenden Querschnittsebenen findet man im Centrum des Körpers eine spaltförmige, von Epithel bekleidete Höhle (Fig. 21 *r*). Nach vorn wird die Höhle breiter, sie öffnet sich in das vierte Ventrikel (Fig. 22). Von dieser Stelle an erscheint das Cerebellum als ein bilateral symmetrisches Gebilde. Seine dicken seitlichen Theile sind dorsal durch eine verhältnismäßig dünne Markbrücke verbunden. Bis zur Übergangsstelle des breiten Ventriculus IV in den engen Kanal des Aquaeductus Sylvii ist der Ventrikel des Cerebellum verhältnismäßig breit. In der Nähe des Aquaeductus ist er wieder spaltförmig. Zu beiden Seiten der ventralen spaltförmigen Öffnung des Ventrikels verlaufen zwei Wülste (Fig. 24 *H*). Diese Wülste erinnern an den Kiel des Cerebellum von *Acipenser ruthenus*, sind aber bei *Amia* paarig. In den vorderen Querschnittsebenen ist der spaltförmige Ventrikel des Cerebellum vollständig vom Aquaeductus abgetrennt, es bleibt aber an der ursprünglichen Verbindungsstelle ein in Markmasse eingeschlossener Epithelstrang. Dieser Strang ist auf Fig. 25 durch eine Punktirlinie angedeutet. Er setzt sich bis zu den vordersten Querschnittsebenen der Valvula als Rudiment der Ventrikelhöhle fort. Ich halte dieses Rudiment für einen Rest der embryonalen Ventrikelhöhle, welche, wie ich bei Salmonidenembryonen beobachtete, sich bis zu den vordersten Abschnitten der Valvula fortsetzt. Auf Fig. 27 ist ein Querschnitt durch die mittlere Strecke der Valvula dargestellt. Die hinteren Abschnitte des Tectum opticum sind durch den Schnitt getroffen. Zwischen dem medianen Markblatt, welches die beiden Theile des Tectum vereinigt (dorsales Valvulablatt) und zwischen dem ventralen Valvulablatt, welches das Gewölbe des Aquaeductus bildet, befindet sich ein spaltförmiger, von Bindegewebe er-



füllter Raum (*x*). Dieses Gewebe ist eine Fortsetzung der Arachnoidalmembran, welche von hinten zwischen dem Cerebellum und dem dorsalen Blatt der Valvula eindringt. Das sind alles schon für *A. ruthenus* besprochene Verhältnisse.

Aus dieser Beschreibung des Cerebellum ist ersichtlich, dass eine direkte Vergleichung der Verhältnisse bei *Amia* und *A. ruthenus* schwer durchführbar ist. Eine Untersuchung der Entwicklung des Cerebellum von *A. ruthenus* könnte vielleicht dabei helfen. Diese Untersuchung ist von SALENSKY nicht gemacht worden. Das Cerebellum von *A. ruthenus* ist ein unpaariges Gebilde, zeigt keine Spur eines Ventrikels. Das bilaterale Cerebellum von *Amia* hat die größte Übereinstimmung mit denjenigen Einrichtungen, welche sich in etwas späteren Stadien der Entwicklung des Salmonidencerebellum fanden. In erwachsenem Zustande findet man das Cerebellum der Cyprinoiden (*Gobio*, *Tinca*), was die Ausbildung des Ventrikels betrifft, mit dem Befunde bei *Amia* ähnlich. Der Vergleich von Fig. 26 mit Fig. 55—58 ergibt, dass der Aquaeductus Sylvii beim Sterlet relativ breiter ist als bei *Amia*. Die Enge des Aquaeductus ist ein Knochenfischcharakter des Gehirnes von *Amia*.

Das Tectum opticum von *Amia* ist etwas schwächer entwickelt als bei den Knochenfischen. Seine seitlichen Lobi sind wie bei Knochenfischen durch eine tiefe Furche von einander getrennt. In den vorderen Querschnittsebenen findet man auf der Mittellinie der ventralen Oberfläche des Tectumgewölbes zwei parallele Längsleisten (Taf. XIX Fig. 29 T). Es sind das dieselben Markleisten, welche bei Knochenfischen als *Tori longitudinales* bekannt sind. Solche Gebilde sind nicht bei *A. ruthenus* ausgebildet. Die Basis des Mittelhirnes senkt sich allmählich zum Lobus infundibuli (Taf. XVII Fig. 10). Dieses letzte ist den Knochenfischen gegenüber stark entwickelt. Die Lobi inferiores (*Li'*) haben eine längliche Form und sind flacher als beim Sterlet. Zwischen der großen birnenförmigen Hypophyse und der unteren Peripherie der Lobi inferiores liegt der breite membranöse Sack (*Saccus vasculosus*, *Sc'*). Die Verbindung des Ventrikels des Mittelhirnes mit dem Lobus infundibuli findet in den vordersten Querschnittsebenen des Mittelhirnes statt (Taf. XIX Fig. 30, 31). Beim Sterlet ist die Höhle der Lobi inferiores bedeutend stärker entwickelt als bei *Amia*, welche in dieser Beziehung Knochenfischcharakter trägt.

Das Vorderhirn von *Amia* ist weitaus stärker entwickelt als beim Sterlet. Von der dorsalen Oberfläche betrachtet, zeigt es eine

tiefe Längsfurche, welche das ganze Vorderhirn in zwei symmetrische Hälften theilt. Die Lobi olfactorii sind ebenfalls stark entwickelt. Ihre ventralen Abschnitte setzen sich nach hinten weiter fort als die dorsalen.

Im Allgemeinen ist das Vorderhirn von *Amia* nach demselben Typus wie beim Sterlet gebaut. Man findet alle beim Sterlet schon beschriebenen Theile. Der Dorsalsack, die membranöse Decke des Vorderhirnes, die Basalganglien, sowie der paarige vordere Abschnitt sind auch bei *Amia* vorhanden. Die Epiphyse ist dicker als bei *Ac. ruthenus*. Sie legt sich auf die dorsale Oberfläche des dorsalen Sackes (Taf. XIX Fig. 32 *Ep*).

Die Ganglia habenulae sind wie beim Sterlet asymmetrisch entwickelt. Die Asymmetrie ist aber keine so starke, das rechte Ganglion habenulae von *Amia* übertrifft nicht so bedeutend das linke, wie bei *Acipenser*. In der ungleichen Entwicklung dieser Gebilde ist im Gehirn von *Amia* ein typischer Ganoidencharakter ausgesprochen, denn bei Knochenfischen sind im erwachsenen Zustande die beiden Ganglien vollkommen gleich entwickelt. Es ist aber von Interesse, zu notiren, dass ich bei Salmoniden-Embryonen die Anlage des rechten Ganglion in einem gewissen Stadium immer größer fand als die Anlage des linken. Es hat sich also im embryonalen Zustande des Gehirnes der Knochenfische dieser primitive Charakter erhalten. Durch die Untersuchungen von AILBORN ist es bekannt geworden, dass bei Petromyzonten das rechte Ganglion habenulae an Größe weitaus das linke übertrifft. Es scheint, dass bei letzteren die Asymmetrie noch stärker als bei *A. ruthenus* ausgesprochen ist (Fig. 47). In den Querschnittsebenen, welche proximal von den Ganglia habenulae liegen, erreicht eine linksseitige membranöse Duplikatur der Decke des Vorderhirnes die entgegengesetzte Hirnwand. Dadurch wird, wie beim Sterlet, die Höhle des dorsalen Sackes von der Ventrikelhöhle abgetrennt. In den proximalen Querschnittsebenen zeigt die membranöse Decke stärker entwickelte Plexusbildungen als beim Sterlet.

Die Epiphyse ist von einer tiefen Duplikatur des dorsalen Sackes umschlossen (Fig. 33 *Ep*). Die Medialflächen der Basalganglien liegen sehr nahe an einander, der Falx senkt sich sehr tief, in den vorderen Abschnitten trägt er keine Plexusfalten. Der vordere Abschnitt des dorsalen Sackes ist, wie beim Sterlet, von Plexusgebilden rings umschlossen (Fig. 34 *Plx*).

Bekanntlich besitzt *Amia* ein von der Basis des Vorderhirnes ab-

getrenntes Chiasma. Die Struktur der Nervi optici zeigt eine, für manche Knochenfische bekannte Einrichtung. Jeder Nerv hat die Form einer stark gekräuselten rinnenförmigen Platte, wie es der Querschnitt darstellt (Fig. 34, 35 *op*). Die Rinne ist von einem vasaferierten Bindegewebsfortsatz erfüllt. Diese Einrichtung erscheint recht zweckmäßig für die Ernährung eines dicken Opticus; auch schützt sie den Nerv vor den Insulten der Turgescenzschwankung der Blutgefäße.

In der proximalen Hälfte des Vorderhirnes ist der ventrale Abschnitt der Basalganglien von dem dorsalen durch eine allmählich nach vorn sich vertiefende Furche abgetrennt (Fig. 34, 39 *f*). Der ventrale Abschnitt geht in die Lobi olfactorii über, der dorsale gehört zu den Hemisphären. Auf den medialen Wänden des spaltförmigen Ventrikels dieser Gegend erscheint eine Längsrinne, welche nach vorn in die Höhle der Lobi olfactorii übergeht (Fig. 36 *r*). Die Anheftungslinie der membranösen Decke rückt allmählich medialwärts. Die Falx senkt sich bis zum Boden des Ventrikels (Fig. 37). Nach vorn verwächst sie mit der Epithellamelle, welche die Lobi olfactorii medial verbindet. Von dieser Stelle an ist das Vorderhirn paarig (Fig. 38, 39 *II*). Jede Hälfte besteht aus einem ventralen Abschnitt — Lobus olfactorius, und einem dorsalen, welcher nicht anders als Hemisphäre bezeichnet werden kann. Die laterale Wand jeder Hemisphäre besteht aus Marksubstanz, die mediale ist membranös. In den vordersten Abschnitten sind die Hemisphären vollkommen von den ventralwärts liegenden Lobi olfactorii getrennt. Dieser Abschnitt ist aber sehr kurz.

Aus dieser Beschreibung des Gehirnes von *Amia* schließe ich, dass das Vorderhirn dieser Form unzweifelhafte Spuren eines paarigen Zustandes zeigt. Sein vorderer Abschnitt besteht aus paarigen Rudimenten der Hemisphären, welche von denjenigen des Sterlet sich durch stärkere Entwicklung unterscheiden. Die laterale Wand dieser rudimentären Hemisphären besteht bei *Amia* aus Marksubstanz, beim Sterlet dagegen sind die Rudimente vollkommen membranös. Es ist außerdem zu notiren, dass in mancher Beziehung das Gehirn von *Amia* sich vom Ganoidentypus entfernt und demjenigen der Knochenfische genähert hat. Auch bezüglich des Gehirnes ist also *Amia* eine Sammelform.

Das eigenthümliche Gehirn von *Lepidosteus* ist von BALFOUR und PARKER (29) beschrieben. Für meine Zwecke ist es wichtig, zu notiren, dass der vorderste Abschnitt des Vorderhirnes von *Lepidosteus* von diesen Forschern als paarig angegeben wird.



Von *Polypterus senegalensis* habe ich zwei schlecht konservierte Exemplare zu untersuchen gehabt. Bei der Öffnung eines Schädels fand ich das Gehirn sehr brüchig und möchte es nur zur Untersuchung der äußeren Form benutzen. Den Kopf des anderen Exemplares habe ich nach Entfernung der Deckknochen gründlich entkalkt, mit Paraffin durchtränkt und auf einem GUDDEN'schen Mikrotome in eine Querschnittsserie zerlegt.

Die äußere Form des *Polypterus*gehirnes ist von J. MÜLLER (1) und WIEDERSHEIM in seinem Lehrbuche beschrieben und abgebildet worden: es ist daher überflüssig, wieder darauf zurückzukommen. Die Abbildung von J. MÜLLER ließ mich bei *Polypterus* paarige Hemisphären vermuthen, wie sie etwa bei *Protopterus* und *Ceratodus* zu treffen sind. Ich war aber sehr überrascht, ganz andere Verhältnisse zu finden. Ein Querschnitt aus dem hinteren Theile des Vorderhirnes ist in Kontour auf Taf. XIX Fig. 41 dargestellt. Die Basalganglien stellen verhältnismäßig dünne Platten dar (*BG*). Der dorsale Rand der Platten ist lateral- und ventralwärts umgebogen. Die Beschaffenheit des Vorderhirnes entspricht also der von J. MÜLLER gegebenen Abbildung. Allein bei näherer Untersuchung findet man, dass vom Rande der Basalganglienplatte eine dünne Lamelle entspringt (*D*). Sie biegt dorsalwärts um und bildet das membranöse Gewölbe des Vorderhirnes. Auf meinen Präparaten hat diese Lamelle ihres schlechten Konservationszustandes wegen keinen Epithelüberzug. Sie besteht nur aus pigmentirtem Bindegewebe der Arachnoidalmembran. Etwas weiter nach vorn liegende Schnitte zeigen aber, dass eine dicke Marksubstanzlamelle in das Gewölbe umbiegt (Fig. 40). Daraus schließe ich, dass auf dem Schnitt Fig. 41 die ventrale Oberfläche der Arachnoidalmembran auch mit Epithel bedeckt sein müsse. Das Epithel bildet ja in membranösen Gebilden des Gehirnrohres das Äquivalent von Marksubstanz.

Das Vorderhirn von *Polypterus* ist also in seinen hinteren Abschnitten ein unpaariges Gebilde. Die Basalganglien zeigen einen durchaus eigenthümlichen Entwicklungszustand, indem sie die Form von umgebogenen Platten darstellen. Die Decke ist membranös. In den vordersten Abschnitten des Gehirnes sind die Verhältnisse complicirter. Der schlechte Erhaltungszustand des Materials erlaubte mir aber keine sicheren Schlüsse zu ziehen. Ich beschränke mich daher auf folgende Angaben. Das Vorderhirn scheint keine Spur von paarigen Hemisphären zu haben. Das dorsale Gewölbe der vordersten Abschnitte ist ganz sicher nicht membranös, son-

dem besteht aus einer verhältnismäßig dicken Marksubstanzlamelle (Fig. 42 D).

Bei der Beurtheilung der bezüglich des Vorderhirnes der Ganoiden gewonnenen Resultate ist es nicht überflüssig, auch einen Blick auf den Organisationszustand des Vorderhirnes bei Knochenfischen zu werfen.

Die merkwürdig einfache Organisation des Teleostier-Vorderhirnes ist uns durch RABL-RÜCKHARD'S Untersuchungen bekannt geworden (20). Derselbe Forscher hat auf Grundlage ontogenetischer Untersuchungen die Ansichten von STIEDA über die Deutung der einzelnen Theile des Knochenfischgehirnes wieder in ihr Recht gestellt (19). Das Vorderhirn der Knochenfische ist ein unpaariges Gebilde, die ventrale Wand besteht aus Marksubstanz, das dorsale Gewölbe ist membranös. In den hinteren Abschnitten bildet die membranöse Decke ein breites Divertikel, welches von mir als Dorsalsack bei Ganoiden bezeichnet ward. Auf diesem Sack ruht in embryonalen Stadien der Knochenfische die Epiphyse; die Verhältnisse sind also wesentlich dieselben als bei Ganoiden. In den vorderen Abschnitten aber bildet die membranöse Decke des Vorderhirnes der Knochenfische keine paarigen Säcke, welche als Rudimente von Hemisphären gedeutet werden könnten. Das ist der wesentliche Unterschied. Bei Knochenfischen mit sitzenden Bulbi (z. B. Salmonidae) ist auf der ventral-medialen Wand der vordersten Abschnitte der Basalganglien eine kurze Rinne zu notiren; sie setzt sich ventral- und lateralwärts fort in der Richtung des Bulbus: RABL-RÜCKHARD bezeichnet diese Rinne als *Ventriculus lateralis*. Bei Knochenfischen mit langen *Tracti olfactorii* (Cyprinoiden) setzt sich die Höhle des Vorderhirnventrikels direkt in die feinen Kanäle der *Tracti* fort. Die *Tracti olfactorii* dieser Fische entspringen gewöhnlich ventral. Die stark entwickelten Basalganglien der Knochenfische erfüllen den größten Theil des unpaarigen Vorderhirnventrikels. RABL-RÜCKHARD deutet diese Ganglien als *Corpora striata*. Mit dieser Deutung kann ich nicht übereinstimmen, weil diese Gebilde weder Struktur noch Verbindungen der *Corpora striata* der höheren Wirbelthiere haben, worauf ich später zurückkommen werde.

Es entsteht nun die Frage, ob wir diesen höchst einfachen Organisationszustand des Vorderhirnes der Knochenfische für einen primitiven oder für einen von complicirteren Zuständen abgeleiteten halten müssen? RABL-RÜCKHARD glaubt bei Knochenfischen einen primitiven Zustand zu sehen (20 pag. 297). Er hält für wahrschein-

lich, dass das sogenannte Pallium des Vorderhirnes der höheren Wirbelthiere phylogenetisch aus einem membranösen Gewölbe sich entwickelt haben könne, welches demjenigen ähnlich sei, das wir bei Knochenfischen finden (21). Denselben Standpunkt hat, wie es scheint, auch FULLIQUET eingenommen. Er hat daher auch die Übergangsstruktur zwischen dem Knochenfischvorderhirn und demjenigen der Amphibien bei der Untersuchung der Dipnoer finden wollen (61 pag. 4, 7).

Bei der Beurtheilung dieser Frage müssen wir natürlich in der Berücksichtigung der Formen, welche phyletisch älter sind, eine Antwort suchen. Es gilt also in diesem Falle den Organisationszustand des Vorderhirnes der Selachier und Ganoiden zu prüfen.

Das Vorderhirn der Selachier, so weit es mir aus Angaben anderer Forscher bekannt ist, zeigt in seinen Detailverhältnissen bedeutende Variationen. Die für die meisten Formen charakteristischen Züge können folgendermaßen resumirt werden. Das Gewölbe des Vorderhirnes ist nicht membranös. Bei einigen Formen ist es ziemlich dünn (40 pag. 9). Es ist z. B. der Fall bei *Hexanchus*. Die Schnitte von MIKLUCHO-MACLAY (14) zeigen aber, dass das Gewölbe bei dieser Form aus einer Marklamelle besteht, welche eine mit der ventralen Wand des Vorderhirnes gleichmäßige Dicke hat. In den meisten Fällen hat nur der hinterste Abschnitt des Vorderhirnes eine unpaarige Ventrikelhöhle. Die vorderen Abschnitte besitzen eine paarige, durch eine vertikale Scheidewand getrennte Höhle. Bei einigen Formen ist diese vertikale Scheidewand gespalten, z. B. bei Notidaniden und *Acanthias vulgaris*. Hier haben wir also Beispiele von vollkommen paarigen Hemisphären. Bei anderen Formen, z. B. bei *Scyllium canicula* ist die Scheidewand nicht gespalten; der paarige Ventrikel dieser Formen deutet aber auch hier auf ein paariges Vorderhirn. Bei einigen Rochen haben wir Beispiele einer Obliteration des Vorderhirnventrikels. Durch Verdickung der Hirnwände kann der Ventrikel vollständig schwinden, z. B. bei *Myliobatis*, oder auf eine minimale Höhle reducirt sein, z. B. bei *Raja batis* (14, Taf. III).

Das Verhalten der Tracti olfactorii zum Vorderhirn erlaubt mir zwei Gruppen von Selachiern zu unterscheiden. Zur ersten Gruppe kann man *Hexanchus* rechnen. Bei dieser Form sind die Höhlen der Tracti olfactorii direkte Fortsetzungen der paarigen Ventrikel der Hemisphären. Es existirt also bei dieser Form kein Vorderhirnabschnitt, welcher nach vorn von der Ursprungsstelle der Tracti sich fortsetzt. Bei *Heptanchus* ist dieses Verhalten nicht so deutlich aus-



gesprochen, wohl aber bei *Seymnus licha*, wie ich aus der Abbildung von MIKLUCHO-MACLAY (14, Taf. I) schließen darf.

Eine zweite, bedeutend größere Gruppe bilden diejenigen Formen, bei welchen die Höhlen der *Traкти olfactorii* als seitliche Abzweigungen des Vorderhirnventrikels erscheinen. Als typisches Beispiel dieser Gruppe kann *Scyllium canicula* dienen. Bei vielen Selachiern dieser letzten Gruppe (hauptsächlich bei Rochen) ist der laterale Abschnitt des Vorderhirnes, aus welchem die *Traкти olfactorii* entspringen, zu einer besonderen Anschwellung differenzirt. Es ist mehrmals von anderen Seiten hervorgehoben worden, dass diese Anschwellungen, die *Traкти* selbst, sowie die Endanschwellungen des *Tractus* (*Tubercula olfactoria* oder *Bulbi olfactorii*), aus welchen die *Nervi olfactorii* entspringen, zu den Centralorganen zu rechnen seien. Um eine für meine Zwecke unnütze Zersplitterung des Begriffes zu vermeiden, bezeichne ich die Vorderhirnanschwellungen mit den *Tractus olfactorii* und seine *Bulbi* durch den Sammelterminus *Lobi olfactorii*. Aus dieser kurzen Übersicht der Organisation des Selachier-Vorderhirnes ist der Schluss zu ziehen, dass es höher als dasjenige der Knochenfische organisirt ist.

Das Vorderhirn der Knorpelganoiden trägt unzweifelhafte Spuren eines paarigen Zustandes. Die membranösen Säcke, welche meiner Ansicht nach als Reste von paarigen Hemisphären aufzufassen sind, setzen sich weiter nach vorn von den Ursprungsstellen der *Lobi olfactorii*. Die *Lobi olfactorii* sind seitliche Abzweigungen des Vorderhirnes. Das Vorderhirn der Knorpelganoiden gehört also zu dem Typus, welcher die Selachier der zweiten Gruppe charakterisirt. Sein Organisationszustand ist aber einfacher als bei diesen, denn die Hemisphären, sowie das ganze Gewölbe des Vorderhirnes sind bei Knorpelganoiden membranös.

Die wichtigste Form für die Beurtheilung aller Organisationsverhältnisse der Knochenfische ist aber *Amia*. Sie steht, wie schon oben bemerkt, höchst wahrscheinlich in nächster Verwandtschaft mit denjenigen Formen, welche als direkte Vorfahren der Knochenfische anzusehen sind. Das Vorderhirn dieser Form ist, wie wir sahen, paarig und nach dem Typus des Vorderhirnes der Selachier der zweiten Gruppe gebaut. Es ist einfacher organisirt als bei den Selachiern dieser Gruppe. Das Gewölbe ist in den hinteren Abschnitten membranös, membranös ist auch die mediale Wand der Hemisphären. Das Gehirn von *Amia* ist aber höher organisirt als bei Knorpelganoiden, denn die laterale Wand der Hemisphären besteht aus Marksubstanz.

Das Vorderhirn der in anderer Beziehung so hoch organisirten Knochenfische ist einfacher gebaut als das Vorderhirn primitiverer und phyletisch älterer Formen. Das Wichtigste ist aber dabei, dass es einfacher gebaut ist, als bei *Amia*, eine Form, welche wir als nahe verwandt mit den ancestralen Formen der Knochenfische betrachten müssen. Daraus ziehe ich den Schluss, dass das Vorderhirn der Knochenfische kein primitives Verhalten zeigt; sein einfacher Zustand ist aus Reduktion höherer Organisationsverhältnisse zu erklären.

Dieser Schluss könnte auf den ersten Blick paradox erscheinen, wir sind gewöhnt, durch mammalocentrische Anschauungen die Hemisphären des Vorderhirnes als das Organ der psychischen Funktion aufzufassen. Die Reduktion dieses Organs bei einer freilebenden und so aktiven Form wie ein Knochenfisch, sollte, könnte man meinen, die Erhaltung des Individuums unmöglich machen. Allein die auf zuverlässigen Untersuchungsmethoden beruhenden physiologischen Experimente von STEINER haben uns gezeigt, dass das Vorderhirn der Selachier sowie der Knochenfische nichts mit einer psychischen Funktion zu thun hat (24, 25). Der eben ausgesprochene Vorwurf kann also meine Ansicht nicht beeinträchtigen. Die Schlüsse, zu welchen STEINER gelangt ist, haben eine wichtige Bedeutung auch für die morphologische Erkenntnis des Vorderhirnes. Sie sind vom Verfasser folgendermaßen formulirt (24 pag. 9): »es wandern in der Wirbelthierreihe Funktionen des Mittelhirnes in das morphologisch definirte Großhirn, oder die phylogenetische Entwicklung des Großhirnes beruht auf einer Anhäufung von Funktionen, welche dorthin aus dem Mittelhirn nach und nach eingewandert sind«. Im nächsten Kapitel werde ich die Thatsachen beurtheilen, welche eine wahrscheinliche Lösung der Frage gestatten, welche Organe während der Phylogenie das erste Rudiment der Hemisphären liefern, und somit die Bahnen für weitere Differenzirung eröffnen konnten.

Es bleibt noch übrig, den Organisationstypus des Vorderhirnes näher zu besprechen, von welchem wir das Vorderhirn der Knochenfische ableiten können. Darüber giebt eigentlich das Vorderhirn von *Amia* Aufschluss, welches nicht nach dem Typus des Vorderhirnes von *Hexanchus* gebaut ist. Die Lobi olfactorii dieser Form sind als seitliche Abzweigungen des Vorderhirnes zu betrachten. Das Vorderhirn von *Amia* zeigt also Anschlüsse an diejenigen Organisationen, welche wir bei den Selachiern der zweiten Gruppe finden. Zu demselben Typus gehört auch das Vorderhirn der Knorpelganoiden.

Es ist am wahrscheinlichsten, dass bei den direkten Vorfahren der Knochenfische das Gehirn nach diesem zweiten Typus gebaut war. Dabei ist von Interesse, dass die Selachier dieses zweiten Typus nicht zu den primitivsten Formen gehören.

Ich glaube aber am Knochenfischvorderhirn Einrichtungen zu erblicken, welche seinen Organisationstypus noch mehr als das oben Gesagte aufklären. Das Verhalten der *Lobi olfactorii* bei Knochenfischen zeigt bekanntlich zwei Modifikationen. Einige Formen (Salmoniden) haben kurze *Lobi* (sitzender Bulbus), bei anderen Formen (Cyprinoiden) ist der Lobus in einen langen *Tractus olfactorius* ausgezogen. Ich berühre nicht die Frage, welche von diesen beiden Einrichtungen wir als die primitivste auffassen müssen. Bekanntlich hat diese Frage SAGEMEHL behandelt (11 pag. 217). Bei Knochenfischen mit sitzenden Bulbi, sowie bei Knochenfischen mit *Tractus olfactorii*, findet man Spuren von Einrichtungen, welche bei *Amia* und den Selachiern der zweiten Gruppe in vollkommener Ausbildung sich finden. Bei Salmoniden sind auf der medialen Oberfläche der Basalganglien in ihren vordersten und ventralen Abschnitten zwei Rinnen zu finden. Jede dieser Rinnen umkreist die vordere Peripherie des entsprechenden Basalganglion und endet blind in den Lobus olfactorius. Ich halte diese Rinnen als Reste derjenigen Rinnen, welche wir bei *Amia* und Knorpelganoiden auf der medialen Oberfläche der Basalganglien finden. Mit diesen Rinnen beginnt die Abzweigung des Lobus olfactorius vom Vorderhirnventrikel. RABL-RÜCKHARD hält diese Gebilde für das Rudiment eines *Ventriculus lateralis*, mit welcher Deutung ich nicht übereinstimmen kann. Bei Ganoiden, welche Hemisphärenrudimente besitzen, sind die Hemisphärenhöhlen als *Ventriculi laterales* aufzufassen. Die betreffende Rinne liegt ventral, führt in die Höhle der *Lobi olfactorii*, steht also in keinem Verhältnisse zu den *Ventriculi laterales*. Bei Cyprinoiden finde ich auch auf der ventral-medialen Oberfläche jedes Basalganglion eine ähnliche, aber schwächer als bei Salmoniden entwickelte Rinne. Sie setzt sich in die Höhle des *Tractus* fort, auf dessen lateraler Wand sie eine Strecke weit verläuft. Diese rudimentären Gebilde sind als letzte Reste der nämlichen Einrichtung bei *Amia* und bei den Knorpelganoiden zu deuten.

Es ist also das Vorderhirn der Knochenfische sowie der Ganoiden von demjenigen Organisationstypus abzuleiten, welchen wir bei den Selachiern der zweiten Gruppe finden. Das Vorderhirn der Ganoiden und der Knochenfische zeigt keine direkten Anschlüsse an das Gehirn



höherer Wirbelthiere, es hat seine eigene phyletische Geschichte, deren Abschluss wir bei den jetzt lebenden Formen sehen. Es entstand durch Reduktion eines höheren Organisationstypus.

Ich habe die Entwicklung des Vorderhirnes bei Salmoniden genauer verfolgt, fand aber dabei keine Spuren einer paarigen Anlage des Vorderhirnes, außer einer schwach aber ganz bestimmt ausgesprochenen Falx. Diese Falx ist in den vordersten Abschnitten des Vorderhirnes bei *Salmo salar* vom 60. bis 75. Entwicklungstag zu beobachten. Sie reicht nicht an die ventrale Hirnwand: der Vorderhirnventrikel bleibt also unpaarig. In diesen fast negativen Resultaten bin ich jedoch nicht geneigt, Gründe zu sehen, welche meine Ansicht ändern könnten<sup>1</sup>.

## II. A. Götte's Ansichten über die Morphologie des Gehirnes.

### Die Schädelform der Notidaniden.

Bei der Betrachtung des Gehirnes von *Acipenser* fällt die eigenthümliche Krümmung in der Region des Mittelhirnes sofort in die Augen (Taf. XVII Fig. 9). Auf einem Medianschnitt ist das Verhalten noch deutlicher (Taf. XVIII Fig. 17). Das Gehirnrohr ist im vorderen Abschnitt des Mittelhirnes ventralwärts gekrümmt. Der Lobus infundibuli scheint den gekrümmten Abschnitt caudalwärts zu verlängern. Wenn man Fig. 17 betrachtet, kann man das Vorderhirn als eine Ausstülpung oder einen Anhang des dorsalen Gewölbe theils eines hakenförmig gekrümmten Rohres deuten. Dieses eigenthümliche Verhalten ist für manche Selachier, Ganoiden und die Dipnoer längst bekannt. WIEDERSHEIM in seinem Lehrbuche bemerkt über diese Krümmungen sehr treffend, dass man den Eindruck erhält, als persistire die embryonale Scheitelkrümmung.

Am Gehirne von *Acipenser ruthenus* ist die Krümmung stärker

---

<sup>1</sup> Nach der Absendung meines Manuskripts erschien im Anatomischen Anzeiger, II, Nr. 11, eine Arbeit über das Gehirn von *Polypterus bichir* von J. WALDSCHMIDT. Sie behandelt das Vorderhirn der betreffenden Form weit vollständiger als es mein defektes Material von *P. senegalensis* mir gestattete. Der rudimentäre Charakter des Palliums der Knochenfische und Ganoiden wird vom Verfasser durch einen Rückbildungsprocess erklärt, welche gewiss richtige Deutung jedoch nicht vom Verfasser motivirt ist.

Die Arbeit von B. WILDER: Notes on the North American Ganoids, *Amia*, *Lepidosteus*, *Acipenser* and *Polyodon*. Proc. Amer. Assoc. for the Advancement of Science. 1875 war mir leider unzugänglich.

als bei *Amia* ausgesprochen (Fig. 10), und bei dieser letzten Form stärker als bei dem ausgewachsenen Gehirn der Knochenfische. Je primitiver also die Form der besprochenen Reihe ist, desto stärker ist die Krümmung ihres Gehirnes ausgesprochen.

Aus der Arbeit von MIKLUCHO-MACLAY, in welcher viele Medianschnitte durch Selachiergehirne dargestellt sind, sieht man, dass der Grad der Krümmung bei verschiedenen Formen verschieden ausgeprägt ist. Am meisten scharf tritt sie bei *Hexanchus* vor. Die Abbildung von *Heptanchus* giebt ebenfalls eine bedeutende Gehirnrümmung wieder. Diese Abbildung kann aber leider für meine Zwecke nicht in Betracht gezogen werden, weil sie ein embryonales Gehirn darstellt. Das Gehirn von *Hexanchus* ist am besten zu charakterisiren, indem man sagt, dass das Vorderhirn ein Auswuchs der dorsalen Oberfläche eines hakenförmig gekrümmten Rohres sei. Bei den primitivsten Selachiern ist also die Hirnkrümmung am deutlichsten ausgesprochen, viel deutlicher als beim Sterlet. Andererseits finden wir eine starke Krümmung am Dipnoergehirn; bei Amphibien ist sie nur in Embryonalstadien deutlich. Das Gesagte genügt, um in dieser Krümmung des Gehirnröhres ein wichtiges morphologisches Moment zu erblicken.

Vom Standpunkte, welchen die soeben dargestellten Verhältnisse des Gehirnes liefern, lässt sich die Form der primitiven Cranien der Notidaniden etwas näher diskutiren. Ich finde daher nicht überflüssig, die betreffende Gehirnrümmung der Wirbelthiere etwas ausführlicher zu behandeln.

Bekanntlich hat A. GÖTTE auf Grund seiner embryologischen Untersuchungen an Amphibien und Toleostiern eine Reihe von Meinungen ausgesprochen, welche das von BAER angegebene Schema der Gehirnblasen vielfach verbessern (15 pag. 280—319; 16 pag. 179). Diese Ansichten glaube ich folgendermaßen resumiren zu können. Während der frühesten Stadien, bei noch nicht vollkommen geschlossener Medullarplatte, ist bei Amphibien der vorderste Abschnitt des Gehirnröhres fast unter einem rechten Winkel ventralwärts gekrümmt. Die Basis und das dorsale Gewölbe dieses abgebogenen Abschnittes liegen also in einer senkrechten Ebene zur Längsachse des Embryo. Ich werde diesen Abschnitt des Gehirnröhres als primitives Vorderhirn bezeichnen. Die imaginäre Linie, welche die Achse des Gehirnröhres darstellen soll, ist also unter  $90^\circ$  ventralwärts gekrümmt zu denken; sie endet an der horizontal liegenden Schlussplatte des embryonalen Gehirnes. In späteren Stadien der Entwicklung bildet

sich an der Stelle, wo die Achse des Gehirnrohres die Lamina terminalis erreichen soll, die Sehnervenplatte. Es ist also die Sehnervenplatte dasjenige Gebilde, welches das vordere Ende des primitiven Gehirnrohres bezeichnet. In frühen Stadien sind drei Abschnitte des Gehirnrohres zu unterscheiden, welche mehr oder weniger durch Einschnürungen von einander abgegrenzt sind, das Hinter- und Mittelhirn einerseits und das ventralwärts abgeboogene primitive Vorderhirn andererseits. Diese drei Abschnitte zusammen verhalten sich einem Rückenmarksabschnitte homodynam.

Die späteren Vorgänge der Entwicklung des Gehirnrohres bestehen in Folgendem. Die in einer Querschnittsebene zur Längsachse des Embryo liegende Basis des p. Vorderhirnes wächst caudalwärts und bildet den Lobus infundibuli. Da dieser Vorgang in späteren Stadien stattfindet, so kann das Infundibulum nicht als der Abschnitt des Gehirnes betrachtet werden, in welchem die Achse des Gehirnrohres endet, wie BAER meinte. Das Infundibulum ist eine sackförmige Verbreiterung der Basis des Vorderhirnes. Das Gewölbe des Vorderhirnes wächst nach vorn, sein distaler, in Folge der Querstellung dorsaler Abschnitt bildet das Gewölbe des sogenannten Zwischenhirnes der Autoren. Der proximale, in Folge der Querstellung der ventrale Abschnitt bildet die Lamina terminalis des ausgewachsenen Gehirnes, sowie die nach vorn wachsenden paarigen Hemisphären. Die Lamina terminalis des ausgewachsenen Gehirnes setzt sich ventralwärts in die Lamina terminalis des primitiven Gehirnrohres fort.

Aus dieser Darstellung sind folgende Schlüsse zu ziehen. Das Schema von BAER, welches lautet, dass das Gehirnrohr aus fünf Blasen besteht, welche seine morphologischen Elemente bilden, kann nur in dem Falle als richtig bezeichnet werden, wenn diesen fünf Blasen kein Begriff der Homodynamie beigegeben wird (17. II. pag. 107). Die fünf Blasen von BAER haben eine verschiedene morphologische Bedeutung. Sie können also, streng genommen, nicht als morphologische Elemente des Gehirnrohres aufgefasst werden. Das sogenannte sekundäre Vorderhirn z. B. kann nicht als homodynam dem Mittelhirn angesehen werden. Das Mittelhirn ist ein vollständiges Segment des primitiven Gehirnrohres und ist als einem Abschnitte des Rückenmarkrohres homodynam aufzufassen. Das sekundäre Vorderhirn ist eine lokale sackförmige Ausstülpung des Gewölbe theils des Gehirnrohres und hat deshalb einen vollständig anderen morphologischen Werth. Das Zwischenhirn ist auch kein vollstän-



diges Segment des primitiven Gehirnrohres, weil seine Basis bei niederen Formen den sogenannten Lobus infundibuli bildet und bei Amnioten, wie es W. MÜLLER nachgewiesen hat (23), verschiedenartig reducirt erscheint; ein Theil des Gewölbes aber geht in der Bildung der Hemisphären auf. Hierbei ist noch zu konstatiren, dass bei Amnioten von den frühesten Stadien der Entwicklung an eine beträchtliche Verschiedenheit im Wachsthum dieses Gewölbetheiles des Zwischenhirnes gegenüber den Anamnia besteht, wie später näher erörtert wird. Das Hinter- und Nachhirn können auch nicht als Elemente des primitiven Gehirnrohres gelten. Die Auffassung dieser Gehirnabschnitte als Elemente ist nicht bloß darum unstatt- haft, weil die gegenseitige Abgrenzung des Hinter- und Nachhirnes nicht so scharf in embryonalen Stadien stattfindet, sondern haupt- sächlich desshalb, weil, wie wir später sehen werden, charakteristi- sche Gebilde des Hinterhirnes, nämlich die Cerebellarstruktur, bei verschiedenen niederen Wirbelthieren verschieden in das Gebiet des Nachhirnes übergreift. Beim Sterlet z. B. setzt sie sich bis zur Austrittsstelle des N. Glossopharyngeus fort, bei Knochenfischen (MAYSER) bedeckt die Cerebellarstruktur die Tubercula acustica.

Im erwachsenen Zustande nehmen die stark entwickelten Hemi- sphären einen bedeutenden Abschnitt des Gehirnes in Anspruch. In Folge dessen wird der ventralwärts abgebogene Abschnitt des primi- tiven Gehirnrohres (primitives Vorderhirn), welcher keinem starken Wachsthum unterliegt, vollständig von den Hemisphären maskirt. Es scheint, als ob die Hemisphären, welche nur eine Differenzirung des Gewölbes des primitiven Rohres darstellen, die eigentliche Fort- setzung der hinteren Abschnitte des Gehirnes seien. Dieser falsche Standpunkt führt zu einer falschen Vorstellung über die gegenseiti- gen Beziehungen der Gehirnhöhlen. Die paarigen Höhlen der Hemi- sphären sind nicht als direkte Fortsetzungen des Canalis centralis des Rückenmarks aufzufassen, sondern als dorsale Abzweigungen einer Höhle, welche den vorderen Abschnitt des Canalis centralis darstellt. Letztere Höhle findet ihren Abschluss in der Gegend, welche durch die Lage des Chiasma N. opticorum oder die Sehnervenplatte bestimmt wird, d. h. in der Gegend, welche am ausgewachsenen Ge- hirn nach der präzisen Terminologie von W. MÜLLER (23) als Trigo- num cinereum zu bezeichnen ist.

Die dargestellten Anschauungen von GÖRTE haben eine sehr wichtige Bedeutung für die Morphologie des Gehirnes. In einer späteren Arbeit von MIHALKOWICS (18) haben diese Ansichten keine

Beistimmung gefunden. Ich halte es daher nicht für überflüssig, sie durch erneute Untersuchungen zu prüfen. Außer Amphibien hat GÖRTE Knochenfische (Salmoniden) untersucht. Die von mir angewandte neuere Methode von BORN erlaubt, die äußere Form des embryonalen Gehirnes der Salmoniden plastisch durch ein WachsmodeLL wiederzugeben. Ich werde einige solche Modelle des Gehirnes von *Salmo salar* während der Entwicklungsperiode vom 15. bis zum 30. Tage beschreiben. Meine Fische schlüpften am 47. Entwicklungstage aus.

Auf Taf. XVII Fig. 1 ist das WachsmodeLL des Gehirnes von *Salmo salar* vom 15. Entwicklungstage bei 2,7 mm Gesamtlänge des embryonalen Körpers dargestellt. Das Gehirn ist mit der Ganglienleiste (SAGEMEHL 12) modelliert, um deren Verhältnisse zu den einzelnen Gehirnregionen näher darzustellen. In Fig. 1 (*Gl*) sieht man diese Leiste nach Art einer Kappe fast die ganze dorsale Oberfläche der Gehirnanlage bedecken. Der Länge nach sind am Gehirn selbst drei Regionen zu unterscheiden, welche freilich ohne scharfe Grenzen in einander übergehen. Die hinterste (*H*), die Hinterhirnregion, geht allmählich in den mittleren Abschnitt über, welcher als Mittelhirnregion zu bezeichnen ist (*M*). An der Grenze dieser beiden Abschnitte findet man eine leichte Anschwellung der seitlichen Gehirflächen, welche nach Art eines niedrigen Wulstes schräg dorsoventral verläuft. Unmittelbar hinter diesem Wulste liegt die Anlage des Gehörganges (*GO*). Die Mittelhirnregion hat eine dreifach größere dorsoventrale als seitliche Ausdehnung; die ganze Gehirnanlage ist während dieses Stadiums noch sehr stark seitlich zusammengepresst. Sie erscheint noch solid. Eine Auflockerung des centralen Gewebes ist als Andeutung des künftigen Centralkanals vorhanden. Eine deutliche Einbiegung der ventralen kielartigen Kante der Gehirnanlage bezeichnet die Übergangsstelle der Mittelhirnregion in die Region, welche die Augenblasenstiele trägt, und welche als primitives Vorderhirn zu bezeichnen ist. Die Augenblasenstiele entspringen etwa in der Mitte des vordersten Theiles dieses Abschnittes der Gehirnanlage und laufen eine kurze Strecke schräg ventro-dorsal und caudalwärts, ehe sie in die Augenblasen münden. Die Augenblasenstiele sind während dieses Stadiums in ihrem distalen Abschnitte noch nicht von den seitlichen Wänden der Gehirnanlage getrennt und bilden mit diesen ein kontinuierliches Ganzes. Sie sind also als stark vorspringende Wülste der Wände des primitiven Vorderhirnes zu denken. Die Augenblase selbst liegt frei abgetrennt von den

seitlichen Wänden des Gehirnes. Die Ganglienleiste, wie man es auf Querschnitten findet, fängt etwas caudalwärts von der Gehörorgananlage an, unmittelbar hinter und vor dem Gehörorgan bildet sie zwei dorsoventral gerichtete schwache Vorsprünge; weiter nach vorn, etwa in der Mitte der Mittelhirnregion, erreicht sie ihre größte dorsoventrale Ausdehnung. Ihr vorderes Ende liegt in derselben Querschnittsebene, in welcher die Verbindung der Augenblase mit ihrem Stiele liegt. Die ganze Gehirnanlage ist schwach gekrümmt, die Linie, welche ihre Achse darstellen soll, muss also einen Bogen bilden, dessen vorderes Ende die Hirnwand etwa zwischen den Ursprungsstellen der Augenblasenstiele erreichen muss, vielleicht auch etwas ventralwärts, in keinem Falle aber dorsalwärts. In dem Punkte *Ax* also endet die Achse.

Die Gehirnanlage eines Stadiums des 16. Tages (Fig. 2) zeigt den schräg dorsoventral verlaufenden Wulst, welcher an der hinteren Grenze der Mittelhirnregion lag, bedeutend stärker ausgesprochen. Der Abstand zwischen diesem Wulste und dem Gehörorgan ist größer als im vorigen Stadium, was auf ein Wachsthum der Strecke, welche zwischen den beiden Gebilden liegt, hinweist. An der Übergangsstelle des Hinterhirns in das Mittelhirn ist eine ventralwärts gerichtete Krümmung entstanden, ein Vorgang, welcher, wie wir sehen werden, auf einer Entfernung der betreffenden Strecke des embryonalen Leibes von der Oberfläche des Dotters beruht. Die Einbiegung der ventralen Kante des Gehirnes, welche die Mittelhirnregion von der des primären Vorderhirnes im vorigen Stadium abgrenzte, ist verschwunden. Die Breite der Mittelhirnanlage hat zugenommen, sowie überhaupt die Breite aller Abschnitte der Gehirnanlage. Es ist dies das Stadium, wo die Vorgänge der Bildung des Centralkanals stattfinden. Auf Querschnitten findet man nämlich im Mittelhirn, in den Augenblasen und an den Stellen der Hinterhirnanlage, welche nicht im Bereiche des Gehörorganes liegen, einen schlitzförmigen Centralkanal. Im Lumen dieses Kanals finde ich gewöhnlich Eiweißgerinnsel, aber auch sehr oft Gebilde, welche ich nicht anders als Zelltrümmer deuten kann. Im Bereiche des Gehörorganes ist ein Lumen nur ventral ausgebildet; es ist das eine Anpassung des Medullarrohres an das starke Wachsthum der Gehörblasen während dieses Stadiums. Eine bemerkenswerthe Erscheinung findet aber in der Region des primären Vorderhirnes statt. Die Augenblasenstiele, welche in der nächsten Umgebung der vorderen Hirnwand im vorigen Stadium ihren Ursprung nahmen, entspringen



jetzt ventral, an der Stelle, wo die vordere Hirnwand (also die *Lamina terminalis* dieses Stadiums) in die ventrale Hirnkante übergeht. Der Verlauf der Augenblasenstiele hat eine vertikale Richtung zur Hirnbasis. Die Augenblase hat bedeutend an Größe zugenommen; sie ist in sekundärer Umbildung begriffen, wie es die schwache Einfaltung ihrer lateralen Seite zeigt.

Ein Stadium des 18. Tages (Fig. 3) zeigt einen bedeutenden Fortschritt in der Ausbildung der Gehirnanlage. Der vierte Ventrikel, sowie die Anlage des Cerebellum (*Cb*) sind in Ausbildung begriffen. Letztere besteht aus zwei seitlich stehenden Ausfaltungen der Hirnwände. Die vorderen Schenkel der Falten sind als Anlagen des Cerebellum aufzufassen. Diese Ausfaltungen verlaufen schräg dorsoventral. Auf der dorsalen, sowie auf der ventralen Mittellinie findet keine Ausfaltung der Wände statt; die dünne epitheliale Decke des vierten Ventrikels geht unter schwacher ventral gerichteter Einbiegung in die Decke des Mittelhirnes über. Auf Taf. XVIII Fig. 11 ist ein Medianschnitt eines entsprechenden Stadiums dargestellt. An der Übergangsstelle des Hinterhirnes in das Mittelhirn ist die Gehirnanlage ventralwärts gekrümmt. Die Vorgänge, die diese Krümmung einleiten, bestehen in einer Entfernung der betreffenden Strecke des embryonalen Leibes von der Oberfläche des Dotters und stehen offenbar im Konnex mit den Vorgängen der Ausbildung der Herzanlage (Fig. 11 *HA*). Es wird nämlich zwischen Dotter und der vorderen Darmanlage Raum geschaffen. Zu der Mittelhirnregion ist nichts Besonderes zu notiren, außer einer Verkleinerung des dorsoventralen Durchmessers, was mit einer Vergrößerung des lateralen Durchmessers ihres Ventrikels zusammenhängt, Vorgänge, welche mit einer Ausfaltung eines seitlich komprimierten Sackes schematisch zu vergleichen sind. Auf Grund dieser Beobachtung, sowie aus dem Befunde von Zelltrümmern im Lumen des Centralkanals muss ich den beiden über die Bildung des Centralkanals bei Knochenfischen ausgesprochenen Ansichten Recht geben; SCHAPRINGER und WEIL einerseits, welche den Kanal durch einen Spaltungsprocess entstehen ließen und OELLACHER andererseits, welcher eine Zerstörung der centralen Zellen des Medullarstranges annahm.

In der primären Vorderhirnregion finden wir die Augenblasenstiele caudalwärts gerückt. Es ist ein ventraler Abschnitt (*b*) der *Lamina terminalis* zu konstatiren, welcher auf Stadium Fig. 2 nicht vorhanden war. Der Augenblasenstiel ist mehr vertikal gerichtet; die Verbindung des Stieles mit der Augenblase geschieht am vor-

deren Rande der Augenblase, ein Verhältnis, welches, wie wir sehen werden, später sich ändert. Aus der Vergleichung der Fig. 1, 2, 3 ersieht man sofort, dass in diesen Stadien eine ventrale Krümmung der vorderen Abschnitte der Gehirnanlage stattfindet. Diese Krümmung ist die Ursache der ventralwärts gehenden Ortsveränderung des cerebellaren Ursprungs der Augenblasenstiele, wie GÖTTE es angab.

Unmittelbar caudalwärts von dem cerebellaren Ursprung des Stieles bildet die basale Hirnwand eine breite Aussackung (Fig. 3, 11 *Li*). Es ist die Anlage des Lobus infundibuli. Die direkte Beobachtung ergibt also, dass die Anlage des Lobus in späteren Stadien der Hirnkrümmung als ein Auswuchs einer Strecke der Hirnwand stattfindet. Diese Strecke hatte in früheren Stadien eine horizontale Lage (Fig. 1, 2) und bildete den basalen Abschnitt der Vorderhirnregion.

Bekanntlich geht die Entwicklung des centralen Nervensystems der Wirbelthiere unter Bildung frühzeitig und hypertrophisch auftretender Anlagen vor sich. Dieses Verhalten wird durch die Ausbildung der Gehirnregionen im geöffneten Zustande der Medullarplatte offenbart. Dabei ist das relative Volum der Anlagen einzelner Regionen in den verschiedenen Klassen der Wirbelthiere variabel. Diese Variationen stimmen mit dem Entwicklungszustand der einzelnen Regionen bei dem erwachsenen Thiere überein. Darüber habe ich anderswo berichtet (26). Wenn man diese Thatsachen berücksichtigt, so wird klar, dass das späte Erscheinen der Anlage des Lobus infundibuli diesen Gehirnabschnitt als einen relativ neueren phyletischen Erwerb dokumentirt. Es kann also der Lobus infundibuli nicht zu den Bestandtheilen des primitiven Gehirnrohres gerechnet werden. Er ist eine sackförmige Ausstülpung der Basis des primitiven Vorderhirnes, wie ihn GÖTTE aufgefasst hat und ist relativ kein primitives Organ.

Auf Fig. 4 habe ich ein Stadium des 21. Tages dargestellt. Der Medianschnitt des betreffenden Stadiums ist auf Taf. XVIII Fig. 12 gegeben. Im vorderen Abschnitte des stark gekrümmten Gehirnrohres, auf der Grenze zwischen den Gewölbetheilen des Mittel- und Vorderhirnes, ist die Anlage der Epiphyse entstanden (*Ep*). Ich habe die Entwicklung dieser Anlage aufmerksam verfolgt. Die von RABL-RÜCKHARD aufgestellte Hypothese (19), welche die Epiphyse als den Rest eines unpaarigen, augenähnlichen Organs betrachtet, hat durch die neuere Arbeit von SPENCER über die pinealen Augen

der Lacertilien das größte Interesse erweckt. GÖTTE fand, dass bei Amphibien die Epiphyse unter der Betheiligung der Oberhaut entsteht. Diese Beobachtung wurde später von VAN WILHE für Selachierembryonen bestätigt (30). HOFFMANN (44) war geneigt, dieselbe Entstehungsweise der Epiphyse für Knochenfische anzunehmen. Ein solcher Entwicklungsgang zeigt aber eine gewisse Verschiedenheit von der Entwicklung der Augenblasen. Diese Verschiedenheit konnte die Vergleichung zwischen Epiphyse und Augenblasen in einem gewissen Grade beeinträchtigen. Auf Grund von Beobachtungen beim Axolotl und bei *Salmo fario* kann ich bestimmt behaupten, dass die Epiphyse ohne Betheiligung der Oberhaut entsteht. In frühen Stadien erscheint sie als eine kompakte Zellmasse, welche durch Proliferation der Zellen der Gehirnwand entsteht. Die Abgrenzung dieser Anlage von der Oberhaut ist in allen Entwicklungsstadien deutlich wahrzunehmen.

Das Gehirn des Stadiums vom 21. Tage (Fig. 4) ist weit entwickelt. Das Gewölbe des Mittelhirnes ist sehr breit; es setzt sich von dem schmälern Basalabschnitte als Tectum opticum ab. In den hinteren Abschnitten ist das Tectum breiter, verschmälert sich nach vorn allmählich, indem es in das vertikal abfallende Gewölbe des primitiven Vorderhirnes übergeht. Die Grenze zwischen Tectum und Vorderhirn wird durch die Epiphyse bezeichnet. Das Gewölbe des Vorderhirnes ist auch in seinen distalen Abschnitten breiter, proximalwärts (in Folge der Querstellung also ventralwärts) geht es unter allmählicher Verschmälern in die Schlussplatte des primitiven Gehirnröhres (*Ax*) über. Auf dieser Schlussplatte ist in dem betreffenden Stadium die Sehnervenplatte als eine Querrinne entstanden, wie das der Medianschnitt Taf. XVIII Fig. 12 (*Sp*) zeigt. Durch die Sehnervenplatte ist die Stelle des cerebralen Ursprungs der Augenblasen angegeben. Der Stiel mündet in die Augenblase an einer anderen Stelle als in den früheren Stadien. Diese scheinbare Ortsveränderung ist sehr wahrscheinlich durch einen Rotationsprocess der Augenblasen, welcher bei der Krümmung des Gehirnröhres stattfindet, zu erklären.

Indem man die Fig. 3 und 4, sowie die entsprechenden Schnitte mit einander vergleicht, sieht man, dass die Gehirnrümmung bei dem Stadium des 21. Tages noch mehr zugenommen hat. Das Stadium der beschriebenen Stadien hat also gezeigt, dass in Folge der Krümmung des Gehirnröhres der Abschnitt seines Gewölbes (*Gw*), welcher in den früheren Stadien (Fig. 1) eine dorsale Lage hatte,



sich in späteren Stadien in eine Querebene zur Längsachse des Embryo stellt.

In einem noch späteren Stadium Fig. 5 und Taf. XVIII Fig. 13 findet man, dass dieser Gewölbeheil des Gehirnrohres anfängt nach vorn zu wachsen. Es ist der Anfang der Entwicklung des definitiven Vorderhirnes (17). Das Gewölbe des primitiven Vorderhirnes bildet eine allmählich nach vorn wachsende sackförmige Ausstülpung. Die ventrale Wand dieser Ausstülpung bildet die Basalganglien. *Das Vorderhirn der Knochenfische ist also als ein dorsaler Auswuchs des primitiven gekrümmten Gehirnrohres aufzufassen.* Auf Taf. XXII Fig. 69 (17), welche einen Medianschnitt eines bedeutend späteren Stadiums in Kontour wiedergibt, ist dieses Verhalten des Vorderhirnes unter Vergleichung mit Fig. 13 vollkommen deutlich.

Bei der Beurtheilung des gegenseitigen Verhaltens des Vorderhirnes zum primitiven Gehirnrohre kann aber die Entwicklung der Knochenfische und Amphibien allein nicht maßgebend sein. Die durch GÖTTE gewonnenen Resultate werden aber durch die Entwicklung der Selachier bestätigt. Aus der Betrachtung der Medianschnitte durch embryonale Gehirne der Selachier, welche in den Arbeiten von GEGENBAUR (5, III, Taf. XXI Fig. 3, 4) und RABL-RÜCKHARD (22, Taf. XXVIII Fig. 7) gegeben sind, wird es klar, dass das beschriebene Verhalten des Vorderhirnes, sowie des Lobus infundibuli zum primitiven Gehirnrohr bei Selachiern dasselbe wie bei Knochenfischen ist.

Es ist oft ausgesprochen worden, dass das Gehirn als wichtiges formatives Princip des Schädels zu betrachten ist. Ich glaube, dass die Richtigkeit dieses Satzes durch die Betrachtung des primitiven Schädels der Notidaniden am besten demonstriert wird. Diese Schädel zeigen in ihrer Form den Ausdruck der soeben besprochenen Verhältnisse des Gehirnrohres. Die verkleinerten Kopien der Zeichnungen von GEGENBAUR, welche den Hexanchusschädel darstellen, sollen das Nächstfolgende illustriren (Taf. XVII Fig. 7, 8).

Aus den GEGENBAUR'schen Untersuchungen ist bekannt, dass die gesammte ventrale Fläche des Schädels der Notidaniden nicht in einer und derselben Ebene liegt (5 pag. 58). Die Orbitalhöhle ist nicht durch eine ausgebildete Basalplatte ventral abgeschlossen. Im vorderen Theil der Orbita steigt die ventrale Fläche des Schädels dorsalwärts zur Ethmoidalregion und fällt steil ventralwärts ab, indem sie in die Basis des hinteren Abschnittes der Orbitalregion übergeht (Fig. 7). Die Basis dieses letzten Abschnittes setzt sich

direkt in die Basis der Labyrinth- und Occipitalregion fort. An der Übergangsstelle des vorderen Abschnittes in den hinteren der Orbitalregion wird eine abgerundete Ecke (*Ba*) gebildet, — die sogenannte Basalecke. Diese Verhältnisse sind stärker bei *Heptanchus* als bei *Hexanchus* ausgesprochen. Das Profil eines solchen Schädels kann folgendermaßen charakterisirt werden. Der proximale Abschnitt des Schädels (das prächordale im Sinne GEGENBAUR's), welcher den vorderen Abschnitt der Orbital- und die Ethmoidalregion in sich begreift, ist als ein Fortsatz des vorderen dorsalen Theiles des distalen Abschnittes des Schädels zu betrachten (des chordalen im Sinne GEGENBAUR's). Auf einem median durchschnittenen *Hexanchus*-Schädel (Fig. 8) sieht man, dass das Cavum cranii vollkommen die Form des Gehirnes wiedergibt. Vor der Sattellehne senkt sich der Boden der Schädelhöhle, um die Nische für den Lobus infundibuli zu bilden. Das dorsale Gewölbe des Schädels in dieser Gegend ist stark konvex und giebt somit die Konvexität des Tectum opticum wieder. Dieser Abschnitt des Cavum cranii giebt also vollkommen die Form des gekrümmten Gehirnrohres wieder. Die Lage des Chiasma wird am Schädelboden durch eine Querrinne (*m*) bezeichnet. Von der Stelle dieser Rinne geht das Cavum cranii in den vorderen Abschnitt der Orbitalregion, welche einen Theil des Vorderhirnes einschließt, über. Der Boden der Schädelhöhle steigt hier dorsalwärts und die ganze Höhle erscheint als ein nach vorn und dorsalwärts gerichteter Divertikel der hinteren breiteren Höhle. Dieses Verhalten der vorderen Schädelhöhle stimmt also mit dem Verhalten des Vorderhirnes zum primitiven Gehirnrohr überein.

Die äußere Form des Notidanidenschädels ist aber keine vollkommen getreue Wiedergabe der Konformation des Gehirnes. Am durchschnittenen Schädel (Fig. 8) sieht man nämlich, dass die ventrale Schädelwand, welche die Basalecke bildet, stark verdickt ist. Diese Verdickung der Knorpelwand ist höchst wahrscheinlich als ein neuer Erwerb zu betrachten. Sie ist durch die Ausbildung des Palatobasalgelenks bedingt. Dieses letzte Gelenk ist, wie es durch die Untersuchungen von GEGENBAUR festgestellt ist, als ein relativ neu entstandenes Gebilde aufzufassen. Wenn man sich eine gleichmäßige Dicke der ventralen Schädelwand vorstellt, so wird man doch finden, dass die Wand der Nische des Lobus infundibuli einen ventralwärts gerichteten und der Basalecke entsprechenden Vorsprung bilden muss.

Bei höher organisirten Selachiern wird die Basalecke allmählich

kleiner. Die Basis der Orbitalregion des Craniums verbreitet sich in eine Platte, die sogenannte Basalplatte. Die Orbitalhöhle wird durch diese Platte ventral geschlossen. Dieser Process der Nivellirung der Basis cranii erreicht sein Maximum bei Rochen. Bei diesen letzten Formen ist im Allgemeinen auch die Gehirnkrümmung weniger ausgesprochen. Der Lobus infundibuli ist relativ kleiner. Mit diesem Verhalten geht gleichen Schritt die bekannte Verkleinerung der Sattellehne am Rochenschädel. Bei allen Haien sind nach GEGENBAUR wenigstens Spuren des primitiven Verhaltens des Notidanidenschädels durch eine mehr oder weniger ausgebildete Basallecke ausgedrückt.

In Bezug auf die soeben besprochene Nivellirung der Basis cranii lesen wir bei GEGENBAUR Folgendes (5, III, pag. 80): »Die Nivellirung der Basis cranii lässt also eine Eigenthümlichkeit verschwinden, welche den Schädel in zwei ungleichwerthige Abschnitte zerlegte. Da diese Eigenthümlichkeit sehr verschiedenen Gattungen zukam, da sie ferner bei anderen in ganz allmählicher Umbildung sich zeigte, und da endlich die Selachier, bei denen mit der Ausdehnung der Basis cranii nach vorn zu jene besondere Bildung verschwunden ist, an das Verhalten der übrigen Wirbelthiere sich anreihen, so wird in jener Einrichtung ein sehr niederer Zustand gesehen werden dürfen. Gewiss ist es von nicht geringer Bedeutung, dass dieselben Selachier mit jener Sonderung des Craniums in zwei Abschnitte auch andere Merkmale besitzen, aus denen sie als minder differenzirte Formen erkennbar sind.« Wenn man in Betracht zieht, dass die archaische Form des Notidanidenschädels durch die Form ihres Gehirnes zu erklären ist, so kann man noch Folgendes erwägen. Die Form des Craniums der primitivsten Wirbelthiere wird fast ausschließlich durch die Form des Gehirnes bedingt. Bei höheren Organisationen gesellt sich außer diesem formativen Princip ein zweiter, welcher allmählich das Übergewicht gewinnt, und in der Anpassung der Cranialwände an verschiedenartige peripherische Gebilde besteht.

Wenn das Cranium der niederen Wirbelthiere nach dem Plane des Gehirnes gebaut ist, so sind aus den Verhältnissen des Gehirnrohres präcisere Schlüsse über die gegenseitigen Abgrenzungen des chordalen und prächordalen Abschnittes des Schädels zu ziehen. Nach GÖTTE ist es nur das primitive Gehirnrohr, welches dem Rückenmarksröhre zu vergleichen ist. Die Lamina terminalis dieses primitiven Gehirnrohres ist durch die Sehnervenplatte bezeichnet.



Im ausgewachsenen Gehirne entspricht also die Stelle dieser Lamina terminalis der Strecke der Gehirnbasis, welche Trigonum cinereum genannt wird. Daraus folgt, dass nur derjenige Abschnitt des Craniums, welcher bis zu der Stelle des Trigonum cinereum reicht, einem Abschnitte der Wirbelsäule als homodynam zu betrachten ist. In dem Cranium der Notidaniden ist die Lage des Chiasma, sowie des Trigonum cinereum durch die Rinne *m* (Fig. 8) bezeichnet. Bis zu dieser Stelle reicht also bei diesen Thieren derjenige Abschnitt des Craniums, welcher einem Abschnitte der Wirbelsäule homodynam ist. Es kann darauf erwiedert werden, dass der vordere Abschnitt der Chorda diese Stelle nicht erreicht, sondern distalwärts endet. Dieser Vorwurf ist aber unberechtigt, denn das vordere Ende der Chorda der Selachier, wie es längst bekannt ist, zeigt in embryonalen Stadien eine hakenförmige Krümmung und verschiedenartige Reduktionsercheinungen seines terminalen Abschnittes. Es folgt daraus, dass bei den ancetralen Formen der Selachier die Chorda weiter proximalwärts reichte und konnte also bis zu derjenigen Stelle gedacht werden, wo das primitive Gehirnrohr endete; am Notidanidenschädel also bis zu der Rinne *m*. Die Ursache, welche die Krümmung sowie die nachträgliche Reduktion der Chorda bedingte, ist ohne Schwierigkeit zu erläutern. Bei Selachier-Embryonen stößt die kolossale Anlage des Lobus infundibuli, wie es bekannt ist (22), an das vordere Ende der Chorda; auch ward oben erörtert, dass der Lobus infundibuli als ein relativ jüngerer phyletischer Erwerb aufzufassen ist. Die topographische Lage des vorderen Endes der Chorda gegenüber dem wachsenden Lobus infundibuli erklärt vollkommen, dass die Reduktion der Chorda bei den Vorfahren der Selachier durch die allmähliche Ausbildung des Lobus infundibuli stattfinden konnte. Die Ausbildung des Lobus infundibuli ist auch die Ursache des Erscheinens des ersten Rudimentes der Basalecke. Der starken Entfaltung der Basalecke sollte bei den Vorfahren die relativ neu entstandene Verbindung mit dem mächtigen Palatoquadratknorpel beitragen.

Die obigen Betrachtungen, welche die gegenseitigen Abgrenzungen des chordalen und prächordalen Abschnittes des Schädels auf Grund des topographischen Verhaltens der Schädelregionen zu den Abschnitten des Gehirnrohres zu bestimmen versuchen, ergeben das Resultat, zu welchem GEGENBAUR auf anderem Wege gekommen ist. Die Ethmoidalregion und der vordere Abschnitt der Orbitalregion des Cranium gehören zu den prächordalen Gebilden. Der hintere Ab-

schnitt der Orbitalregion und die distalwärts liegenden Regionen des Cranium sind chordale Gebilde.

Aus VAN WIJHE'S Untersuchungen (30), auf welche ich ausführlicher im fünften Kapitel zurückkommen werde, glaube ich den Schluss ziehen zu können, dass die vordere Grenze der Kopfsomiten in den frühen Entwicklungsstadien in diejenige Querschnittsebene des Kopfes fällt, welche durch die Ursprungsstelle der Epiphyse und die Lage der Sehnervenleiste bestimmt wird. Es ist ersichtlich, dass dieselbe Querschnittsebene auch den chordalen Abschnitt des Schädels vom prächordalen theilt. Diese Thatsache stützt die Auffassung, dass der chordale Abschnitt des Schädels durch Konkrescenz von Metamergebilden (Somiten) entstanden ist. Der prächordale Abschnitt des Schädels dagegen, welcher in frühen Entwicklungsstadien keine Somiten enthält, ist auch nicht durch eine Konkrescenz von Metamergebilden während der Phylogenie entstanden zu denken. Er entstand, wie das GEGENBAUR lehrte, als ein nach vorn gerichteter Auswuchs. Die nächstfolgenden Betrachtungen sollen diesen letzten Satz noch näher erörtern.

Auf Grund seiner embryologischen Untersuchungen an Selachiern hat VAN WIJHE (30) eine treffende Ansicht über die gegenseitigen Lagebeziehungen des Olfactorius und des Opticus ausgesprochen. Er fand, dass es unrichtig sei, den Olfactorius als den ersten nicht segmentalen Cranialnerv aufzufassen. Der Olfactorius erhält seine Lage am ausgewachsenen Gehirne durch die in embryonalen Stadien stattfindende Krümmung des Gehirnrohres. In der That ist der Opticus als erster nicht segmentaler Cranialnerv aufzufassen: der Olfactorius als der zweite. Dieser letzte Nerv wird auf dem Gewölbetheile des ventralwärts abgebogenen Abschnittes des primitiven Gehirnrohres gebildet (primitives Vorderhirn). Es kann also darüber kein Zweifel bestehen, dass der Opticus, welcher von den seitlichen Theilen der Lamina terminalis des primitiven Gehirnrohres entspringt, morphologisch als erster nicht segmentaler Cranialnerv aufzufassen ist. Diese Auffassung von VAN WIJHE folgt direkt aus den oben besprochenen Darstellungen von GÜTTE und lässt sich verwenden, um folgende Hypothese über die phyletische Entstehung des prächordalen Abschnittes des Gehirnes sowie des Cranium aufzustellen. Es sind die dorsalen paarigen Theile des primitiven Gehirnrohres, aus welchen die Nervi olfactorii entspringen, und sie sind es allein, welche das erste Rudiment bilden könnten, aus welchem später die Hemisphären sich entfaltet haben. Durch die Ausbildung dieser paarigen Rudi-

mente entstand dasjenige morphologisch definirte Großhirn, auf welches später die Funktionen des Mittelhirns, wie STEINER sich ausdrückt, überwandern könnten. Die eben geäußerte Auffassung betrachte ich als eine nähere Erörterung eines Satzes von GEGENBAUR. Über die Entstehung des prächordalen Abschnittes des Schädels äußert er sich unter Anderem folgendermaßen (6 pag. 555,): »Er erscheint als eine Anpassung an zwei Sinnesorgane: die Nasengrube und den Bulbus oculi, welche ihm theils ein-, theils angelagert sind. Auch die Bildung der vorderen Gehirnthteile mag damit in Zusammenhang stehen.« Jeder anderen Hypothese über die phyletische Entstehung des Vorderhirnes stellt sich die Schwierigkeit entgegen, dass sie nicht dasjenige anfängliche Rudiment aufweisen kann, aus welchem nachträglich die Hemisphären sich differenzieren könnten. Die soeben dargelegte Ansicht findet eine Stütze in der Thatsache, dass der *Lobus olfactorius der primitiven Formen nicht scharf von den eigentlichen Hemisphären sich abgrenzen lässt*. Die Entstehung der Hemisphären führte zur Ausbildung des prächordalen Abschnittes des Schädels, dieser letzte entstand wie das Vorderhirn (Hemisphären), als ein Auswuchs der dorsalen Oberfläche eines gekrümmten Cranialrohres. Die Form des Schädels, welche durch diese Entstehungsweise des prächordalen Abschnittes bedingt war, ist noch zum Theile, wie wir oben sahen, bei den Notidaniden erhalten.

Wenn das Vorderhirn sowie der Lobus infundibuli neue phyletische Erwerbungen sind, so sind auch die diesen Gehirnthteilen entsprechenden Schädelabschnitte neuere Erwerbungen. Die Ethmoidal-Region mit einem Theile der Orbitalregion, wie das GEGENBAUR lehrte, einerseits, der Infundibularabschnitt und die Basalecke andererseits sind relativ nicht als primitive Gebilde des Cranium anzusehen.

Die Ontogenie schildert uns den Plan der morphologischen Konstitution des Gehirnes, sowie das wahrscheinliche Alter verschiedener Abschnitte desselben. Jetzt bleibt noch die Frage zu beurtheilen, ob wir die Resultate der embryologischen Untersuchung zu einer hypothetischen Rekonstruktion des archaischen Wirbelthierschädels anwenden können. Die Ontogenie der Amphibien sowie der Knochenfische ist freilich für diese Frage nicht anzuwenden. Die Amphibien sind nicht genug primitiv dazu. Die Entwicklung ihres Gehirnes gegenüber der Entwicklung des Gehirnes der Knochenfische zeigt einige Charaktere der abgekürzten Entwicklung, wie das aus GÖTTE'S Angaben zu schließen ist. Die Knochenfische entsprechen auch nicht vollkommen dem Material, welches die Aufgabe fordert, nicht bloß



desshalb, weil sie nicht die primitivsten Formen sind, sondern auch desshalb, weil sie, wie oben erörtert, ein reducirtes Vorderhirn haben. Dieser letzte Gegenstand konnte die Detailverhältnisse der Gehirnentwicklung bei diesen Formen umändern. Die frühen Stadien der Gehirnentwicklung bei Selachiern sind nicht genügend im Detail studirt, um für die betreffende Frage ihre Anwendung zu finden. Vorausgesetzt aber, dass wir alle nöthigen Data aus der Ontogenie der Selachier hätten, wäre die Form des embryonalen Gehirnes geeignet, um auf Grund dieser Form eine Rekonstruktion des primitiven Schädels vorzunehmen? •

Es genügt, einen Blick auf die Entwicklungsstadien der Selachier *I* bis *N* zu werfen, wie sie BALFOUR angiebt, oder auf das Gehirn von *Salmo salar* (Fig. 5), um sofort zu der Überzeugung zu gelangen, dass die erwachsenen ancetralen Formen weder einen solchen Kopf noch ein solches Gehirn haben konnten. Darauf hat schon BALFOUR in seiner vergleichenden Embryologie die Aufmerksamkeit gelenkt. Er hat auch darauf hingewiesen, dass die merkwürdigen Kopfformen der Wirbelthierembryonen durch die gegenüber anderen Anlagen frühzeitig entstehende Gehirnanlage zu erklären sind.

Vorläufig hat man keinen Grund, zu bezweifeln, dass der Weg und die Reihenfolge der embryonalen Entwicklung der Abschnitte des Gehirnes bei niederen Formen anders ist, als der Weg und die Reihenfolge der phyletischen Entwicklung des Gehirnes. Es wurde schon oben mehrmals erörtert, dass Spuren dieses Weges im Gehirnbau ausgewachsener Formen noch jetzt zu erblicken sind. Man kann aber auch an Gehirnen dieser ausgewachsenen Formen sehen, dass die Größenverhältnisse des ventralwärts abgebogenen Abschnittes und des Mittelhirnes zu einander andere sind, als bei Embryonen. Das Mittelhirn der ausgewachsenen Formen ist bedeutend größer, als der ventralwärts abgebogene Gehirnantheil. In gewissen Stadien sind dagegen bei Embryonen beide Abschnitte fast von einer und derselben Größe. Wenn man sich ein Cranium vorstellt, welches ein embryonales Gehirn einschließt, so bekommt man eine Schädelform, welche freilich, wie BALFOUR bemerkt, für eine freilebende Form undenkbar ist. Wenn wir aber ein Gehirn einer ausgewachsenen Form nehmen, *Hexanchus* oder *Acipenser*, und stellen uns vor, dass der *Lobus infundibuli* sowie das Vorderhirn nicht vorhanden wären, so wird man Gehirnformen bekommen, welche solche Größenverhältnisse ihrer Abschnitte zu einander zeigen, die eine denkbare Schädelform bedingen. Der Schädel wird die Form eines verbreit-

terten etwas gekrümmten Rohres haben. Eine solche Schädelform hat nicht diejenigen Nachtheile, auf welche BALFOUR richtig hinweist. Die gegenüber anderen Anlagen hypertrophisch erscheinende Anlage des primitiven Vorderhirnes ist die Ursache der Disproportion des embryonalen Gehirnes für eine ausgewachsene Form. Der archaische Wirbelthierschädel konnte also die Form eines verbreiterten ventralwärts etwas gekrümmten Rohres haben. Dieses Rohr endete in der Gegend des Austritts der Nervi optici. Es sind zur Zeit keine Thatsachen vorhanden, welche uns zu der Annahme zwingen könnten, dass dieses Rohr aus Elementen von knorpeligen Wirbeln bestand. Die Lehre von GEGENBAUR begründet aber, dass die Gebilde, welche das Cranialrohr umgaben, metamerenweise angeordnet waren und, dass dieser Abschnitt des Cranialrohres als homodynam einem Abschnitte der Wirbelsäule zu betrachten ist. Schließlich sind die Somiten des Kopfes wichtige Anzeichen der metameren Konstitution des Cranialrohres selbst. Es ist freilich keine Nothwendigkeit, für eine solche Metamer-Konstitution knorpelige Wirbelelemente anzunehmen<sup>1</sup>.

Ich lasse nun einige kurze Bemerkungen über die frühen Entwicklungsstadien des Olfactorius und des Geruchsorganes der Knochenfische folgen. Bekanntlich fand MARSHALL (34), dass das Geruchsorgan der Selachier, Amphibien und Sauropsida auf der dorsalen Oberfläche des Vorderhirnes erscheint und allmählich ventralwärts überwandert. Dasselbe Resultat giebt der Verfasser für die Knochenfische an. In einer früheren Arbeit sind auch die Gründe erörtert worden, welche ihm anzunehmen gestatteten, dass der Olfactorius der Vögel aus den vordersten Abschnitten der neural ridge, also Ganglienleiste (SAGEMEHL), entsteht (35 pag. 9). Der Verfasser bemerkt dabei, dass er die letzte Ansicht nicht für erwiesen hält. Später fand HOFFMANN (44 II), dass der Olfactorius der Knochenfische im Anfange ein sehr mächtiger Auswuchs der dorsalen Gehirnofläche ist, und vermuthete, wie ich es aus pag. 87 III schließe,

---

<sup>1</sup> Ich finde es kaum nöthig zu bemerken, dass jeder Versuch auf Grund der Gehirnkrümmungen der Wirbelthiere die Homologie des Rückenmarkes zu der Bauchganglienkette der Wirbellosen aufstellen zu wollen, als verfehlt zu betrachten ist. Der Embryo ist nicht in Bezug auf die Dottersphäre zu orientiren. Der Embryo eines Arthropoden z. B. liegt nicht auf dem Rücken, sondern der Dotter hat seine Lage auf dem Rücken, weil die Dottersphäre als künftiger Darm aufgefasst werden muss. Bei Arthropoden liegt Dotter, sowie Darm dorsal — bei dem Wirbelthier ventral.

dass der Nerv in späteren Stadien ventralwärts wandert. BEARD (43) bestätigte das Resultat von MARSHALL für Selachier.

Das früheste Stadium, bei welchem ich die Anlage des Geruchsorganes sicher konstatiren konnte, war ein *Salmo fario*-Embryo des 17. Tages. Der Entwicklungszustand des Embryo in Bezug auf die Gehirnhöhlen, Herzenanlage und Struktur der Chorda entsprach dem Lachsembryo (Fig. 11). Die Anlage besteht aus zwei lateralen Verdickungen des Ektoderms, welche ventral liegen. In früheren Stadien war keine dorsale Verdickung des Ektoderms wahrzunehmen. Der Nervus olfactorius dieser frühesten Stadien ist nicht mit voller Sicherheit zu beobachten, wohl aber der des Stadiums des nächsten Tages. Die Verdickung des Geruchsorganes ist von der ventralen Seite des Gehirnrohres durch eine dünne Schicht von Mesodermelementen getrennt. An einer Stelle ist diese Mesodermischiebt unterbrochen und man findet eine feinkörnige weiße Substanz, welche die Geruchsorgananlage mit der Wand des Gehirnrohres verbindet. Fasern sind am 17. Tage nicht zu beobachten. Am 18. Tage konnte ich schon die Fasern recht deutlich unterscheiden. Der kurze Nerv verläuft lateralwärts.

Auf Grund dieser Beobachtungen muss ich annehmen, dass die Geruchsorgananlage ventral entsteht. Sie behält die ventrale Stellung während der ganzen Entwicklung, wie ich mich davon bei späteren Stadien überzeugen konnte. Der Olfactorius erscheint ebenfalls ventral. Ferner muss ich annehmen, dass der Olfactorius der Knochenfische keine Beziehung zu der Ganglienleiste besitzt. Dieses Gebilde ist schon längst von der Gehirnanlage abgetrennt, wenn die ersten Spuren des Olfactorius erscheinen. Dasselbe giebt auch VAN WIJHE (74 pag. 680) an.

### III. Die Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*.

#### Das Ganglion Gasseri.

Indem ich diejenigen neueren Arbeiten, welche die Homodynamie der Cranial- und Spinalnerven leugnen, im fünften Kapitel näher bespreche, glaube ich zugleich auf jene Arbeiten, welche den morphologischen Werth der Cranialnerven von Standpunkten der Verhältnisse bei den Amphibien, Sauropsiden und Säugern beurtheilen, nicht näher eingehen zu müssen. Die Verhältnisse dieser höheren Organisationen können nach meiner Meinung keine wieder-



sprechende Bedeutung bei der Beurtheilung solcher Fragen wie die Homodynamie der Cranial- und Spinalnerven besitzen. Es sind von mir auch die Verhältnisse der Cyclostomen nicht in Betracht gezogen worden, denn die morphologische Erkenntnis dieser Formen ist noch sehr unklar. Auch ist für uns obenan die phyletische Stellung dieser Formen räthselhaft.

»Viele Untersucher haben sich mit der Frage beschäftigt, ob das BELL'sche Gesetz auch für den Kopf gelte. Seitdem festgestellt war, dass die zum Theil motorischen Trigemini, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus den dorsalen Spinalnervenzwurzeln homolog sind, musste jene Frage verneinend beantwortet werden. Um doch für die Nerven des Kopfes einen gleichen Bildungstypus mit denen des Rumpfes annehmen zu können, erdachte BALFOUR eine Hypothese, die, wie er selbst anerkennt, Viele nicht befriedigt hat. Nach derselben käme phylogenetisch einem jeden Segmente nicht eine diskret entstehende ventrale und dorsale Nervenwurzel zu, sondern beide seien als eine einzige sensumotorische Wurzel, welche sich am Rumpfe nachträglich getheilt habe, aufgetreten. Am Kopfe bestehe noch das primitive Verhältniss: die ursprüngliche Wurzel habe sich nicht getheilt.«

So beginnt VAN WIJHE den Abschnitt seiner Arbeit, in welchem er die Schlüsse summiert (30 pag. 40). Die citirte Stelle schildert meiner Meinung nach vollkommen den Standpunkt der Frage über die Homodynamie der Cranial- und Spinalnerven, so weit dieser Standpunkt aus einigen der neueren Arbeiten hervorgeht, welche diese Homodynamie nicht in Abrede stellen.

Die thatsächlichen Befunde zeigen nun, dass durchaus keine genügenden Gründe vorhanden sind, um den Nervus Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und die beiden Trigemini nur mit dorsalen Wurzeln von Spinalnerven zu vergleichen. Auch sind keine genügenden Gründe vorhanden, um annehmen zu können, dass die genannten mit Dorsalwurzeln zusammengestellten Nerven undifferenzirte sensumotorische Komplexe darstellen, solche Komplexe, bei welchen die sensorischen und motorischen Bahnen nicht in diskrete Wurzeln differenzirt seien, wie das BALFOUR meinte (32 pag. 411; 33 pag. 193). Um diesen unrichtig aufgefassten »Bildungstypus« phylogenetisch zu erklären, baute BALFOUR seine bekannte Hypothese. Ich sende diese Bemerkungen voraus, weil man in der älteren Litteratur schon Angaben finden konnte, aus welchen sofort erhellt, dass im ausgewachsenen Zustande mancher primitiven Formen dorsale und ventrale

Wurzeln bei einigen Cranialnerven zu unterscheiden sind. STANNIUS giebt z. B. an, dass bei einigen Knochenfischen sowie bei *Acipenser* der Trigemino-Facialis-»Komplex« mit fünf Wurzeln vom Gehirne entspringt (3 pag. 23). Thatsächlich, wie wir es später sehen werden, entspringt der Trigemino-Facialis-»Komplex« mit sechs Wurzeln. Der »Komplex« besteht aus drei segmentalen Nerven und jeder Nerv hat wie ein Spinalnerv zwei Wurzeln. STANNIUS fand, dass elektrische, sowie mechanische Reizung der zweiten Wurzel Muskelkontraktionen auslöse. Die dritte Wurzel dagegen zeigte keine motorische Reaktion (pag. 26). Es ist dabei zu bemerken, wie Verfasser es angiebt, dass die zweite, sowie die dritte Wurzel des Komplexes aus einer lokalisierten Stelle der Oblongata entspringen (Lobus posterior STANNIUS). Auch entspringt die dritte Wurzel dorsalwärts von der zweiten. Wenn man diese Angaben in Betracht zieht, so kann kein Zweifel darüber sein, dass einige Cranialnerven morphologisch, sowie physiologisch differenzierte Wurzeln haben. Das BELL'sche Gesetz gilt vollkommen für solche Nerven. Ferner fand STANNIUS, dass die vierte Wurzel keine motorischen Elemente enthält. Durch Reizen des fünften entstehen dagegen Muskelkontraktionen. Diese beiden Wurzeln haben also wieder die Eigenschaften von Spinalwurzeln. Von einem undifferenzierten sensumotorischen »Komplexe« kann also keine Rede sein (vgl. auch STANNIUS 3 pag. 126, 131). Der Glossopharyngeus einiger Rochen, ferner von *Salmo salar*, *Silurus glanis* und einiger Gadidae entspringt nach STANNIUS mit zwei eng sich anschließenden Bündeln. Diese Angabe mit den vorigen zusammengenommen lässt mit großer Wahrscheinlichkeit auch für den Glossopharyngeus den Typus eines Spinalnerven vermuthen. GEGENBAUR fand bei *Hexanchus* (6), dass jeder der beiden Trigeminstämme mit zwei Wurzeln entspringt. Er giebt auch zwei Wurzeln für den Stamm des Facialis an, obgleich GEGENBAUR eine von diesen Wurzeln als zum Trigeninus angehörend annimmt. Schließlich JACKSON und CLARKE (38) fanden, dass jeder der beiden Stämme des Trigeninus mit zwei deutlichen Würzelchen entspringt: »two well marked rootlets«. Diese Angaben genügen, um zu zeigen, dass eine Vergleichung von Cranialnerven nur mit dorsalen Wurzeln der Spinalnerven absolut unrichtig war.

Diese Vergleichung ist als Resultat einer litteralen Interpretation der an Embryonen beobachteten Erscheinungen entstanden. Die enge Lage der ventralen und dorsalen Wurzeln der Cranialnerven erklärt vollkommen die Schwierigkeit ihrer Abgrenzung in embryonalen Sta-

dien. Trotz der Menge der Arbeiten, welche von der Entwicklung der Cranialnerven handeln, ist doch die fundamentalste Frage der Nervenentwicklung durchaus noch nicht ergründet. Was sollen wir als erste Anlage des Nerven ansehen? Ist ein Auswuchs der »neural ridge« diese erste Anlage? Oder ist dieser Auswuchs nur die Anlage des Ganglions, wie es SAGEMEHL (12) für Spinalnerven angiebt? Wenn der Standpunkt von SAGEMEHL der richtige ist, dann ist der Moment noch nicht festgestellt, wo die Bildung des Ganglions aufhört, und die Bildung der Wurzeln anfängt. Der periphere Verlauf des embryonalen Nervs ist sehr leicht zu verfolgen, wie ich es durch eigene Erfahrungen an Knochenfischen und Vögeln weiß. Äußerst schwierig sind aber die Umwandlungen der Ganglienleiste und die Struktur des cerebralen Ursprungs des Nerven zu ermitteln. Es sind speciell darauf gerichtete Untersuchungen erforderlich, um über diese Frage ins Klare zu kommen.

Aus dem Gesagten folgt, dass bei dem jetzigen Zustand unserer Kenntnisse über die Entwicklung der Cranialnerven es die anatomischen aus der Untersuchung der primitiven Formen gewonnenen That-sachen sind, welchen ein entscheidender Werth über die Spinalnatur der Cranialnerven zukommt. Die morphologischen Kriterien der ausgebildeten Spinalnerven sind: 1) Die dorsalen und ventralen Wurzeln haben verschiedene centrale Ursprungsstätten; 2) der Nerv entspringt mit zwei Wurzeln: einer feinfaserigen dorsalen, und einer dickfaserigen ventralen; 3) der Nerv trägt ein Ganglion. Dabei ist zu notiren, dass der Unterschied in der Dicke der Fasern in den dorsalen und ventralen Wurzeln kein sehr wesentlicher Umstand ist. Gerade bei den primitivsten Formen, bei den Selachiern, zeigen die dorsalen und ventralen Wurzeln des Rückenmarkes in dieser Beziehung wenig (VIAULT) oder keinen (STIEDA) Unterschied. Einen jeden Cranialnerv, welcher die soeben angegebenen Kriterien besitzt, sind wir gezwungen, als einen nach dem Typus der Spinalnerven gebauten Nerv zu erklären, folglich als einen einem Spinalnerv homodynamen Nerv aufzufassen.

Eine Untersuchung der Cranialnerven, welche Merkmale der Spinalnatur dieser Nerven aufweisen soll, muss zunächst in einer histologischen Untersuchung der Nerven-Ursprungsstätten, ferner in einer histologischen Untersuchung der Wurzeln, sowie in einer anatomischen Untersuchung des Innervationsgebietes dieser Nerven bei den primitivsten Cranioten, bei den Selachiern, bestehen. Diese Richtung verfolgt nur die Arbeit von ROHON (39). Dieser Forscher bewies, dass



der Vagus der Selachier aus motorischen und sensorischen Bündeln von verschiedenem centralen Ursprung und Charakter sich zusammensetzt. Leider hat aber dieser Forscher nicht die proximalen Nerven untersucht. Bei diesen Nerven ist, wie ich mich beim Sterlet überzeugt habe, die Spinalnatur noch viel deutlicher ausgesprochen.

Nach diesen vorläufigen Bemerkungen gehe ich zur Darstellung meiner Untersuchungen über die Cranialnerven des Sterlet über. Ich halte mich nur an diejenigen Verzweigungen dieser Nerven, welche auch die neuere Arbeit von VAN WILHE ins Auge fasst (31). Muskeläste, Schädelhöhlenäste, Rami pharyngei, über welche einige Angaben von STANNIUS vorhanden sind, konnten von mir nicht untersucht werden.

Der vierte Spinalnerv zeigt keinen Unterschied von den distalwärts liegenden Nerven, seine beiden Wurzeln sind anscheinend von derselben Dicke. Der Übersichtlichkeit wegen gebe ich einige Messungen an, welche einen relativen Werth haben können. Der untersuchte Fisch hatte 38 cm Länge. Die dorsale Wurzel entspringt 3 mm proximalwärts von der Austrittsöffnung aus dem Wirbelkanal. Die ventrale Wurzel entspringt 4 mm vom Austrittskanale. Beide Wurzeln haben also einen kurzen absteigenden Verlauf im Wirbelkanal. Die ventrale Wurzel entspringt proximal von der dorsalen. Jede Wurzel hat ihre eigene Austrittsöffnung (Taf. XXIII Fig. S2 *Sp. IV*). Das Ganglion liegt proximal von der Vereinigungsstelle der beiden Wurzeln und extravertebral. Vom Ganglion entspringt ein anastomotischer Ast zur ventralen Wurzel und ein dorsalwärts gerichteter Ast. Der ventrale Nervenstamm verläuft im dritten Intercostralraum. Der Spinalis III zeigt schon einige Abweichungen. Die beiden Wurzeln sind von derselben Dicke. Die ventrale entspringt weit proximal von der dorsalen. Der Ursprung der ersten liegt 7,5 mm vom Austrittskanal. Der Ursprung der dorsalen nur 4,5 mm. Das Ganglion liegt in der Wand der Wirbelsäule eingebettet. Es sind zwei Austrittsöffnungen vorhanden. Sie liegen sehr nahe von einander und etwas ventral gegenüber den Austrittsöffnungen des Spinalis IV (Fig. S2 *Sp. III*). Der ventrale Nerv spaltet sich in zwei Äste. Der feine intercostale Ast verläuft zwischen der zweiten und dritten Rippe. Ein dickerer Ast wendet sich nach vorn und geht zum Schultergürtel. An der hinteren Peripherie des Scapulare angelangt, begiebt sich der Nerv in ein feines Kanälchen, welches auf der medialen Oberfläche des Mittelstückknorpels anfängt. Ich habe den Ast nicht weiter verfolgt. Das Verhalten des Nerven zur Wand

des Wirbelkanals ist inkonstant. Ich habe einmal einen einzigen Austrittskanal für den mixten Nerv gefunden, welcher durch Zusammenfließen zweier Kanäle in der Wand der Wirbelsäule gebildet war.

Der Spinalis II zeigt ein noch mehr abweichendes Verhalten. Die beiden Wurzeln sind annähernd von derselben Stärke. Die dorsale ist bandartig abgeflacht; das Ganglion liegt in dem Wirbelkanale, an dessen Wand gewöhnlich eine Nische für die Aufnahme des Ganglion ausgebildet ist. Die Verbindung beider Wurzeln geschieht im distalen Abschnitte des Ganglion. Drei Austrittsöffnungen bestehen für die mixten Äste. Die zwei dorsalen Äste treten aus zwei naheliegenden Öffnungen, welche auf der Grenze zwischen dem ersten deutlich ausgesprochenen Neuralbogen der Wirbelsäule und dem Occipitalknorpel liegen. Der ventrale Ast tritt etwas dorsalwärts vom Rande des Parasphenoids aus, verläuft zwischen der ersten rudimentären und der zweiten Rippe, wendet sich nach vorn und verläuft zum Schultergürtel, indem er mit zwei proximal liegenden Nerven sich in einen Stamm verbindet (Fig. 82, 1). Der medullare Ursprung der dorsalen Wurzel war nicht sicher gemessen. Die ventrale entspringt 8 mm proximal vom Austrittskanal. Noch größere Abweichungen zeigt der Spinalis I. Die ventrale Wurzel ist beträchtlich stärker als die dorsale. Der Ursprung der ventralen Wurzel liegt 14 mm proximal von der Austrittsstelle; der Ursprung der dorsalen 10 mm. Die dorsale Wurzel trägt ein abgeflachtes, discoidales, schwach entwickeltes Ganglion, welches im Wirbelkanale liegt. Es sind zwei Austrittsöffnungen vorhanden. Eine Öffnung für den dorsalen Ast liegt in der Occipitalgrube (*Sp. I*). Die Öffnung für den ventralen Ast liegt am Rande des Parasphenoids (Fig. 82, 2). Der ventrale Ast wendet sich nach vorn und schließt sich dem distalwärts liegenden Nerv an. Diese beiden Nerven sind leicht von einander zu trennen.

Außer den beschriebenen Nerven sah ich noch drei dorsale Äste in der Occipitalgrube austreten. Jeder dieser feinsten Nerven hatte seine eigene Austrittsöffnung, leider konnte ich die Herkunft dieser Äste nicht bestimmen.

Aus dieser Beschreibung der proximalen Spinalnerven des Sterlet ergeben sich einige Thatsachen über die Umwandlungen, welche die Spinalnerven bei einer Form erfahren, die bestimmte Merkmale vom Eingehen der Neuralbogen in die Occipitalregion des Schädels zeigt. Ich kann über das Minimum der eingegangenen

Neuralbogen beim Sterlet vorläufig keine Meinung aussprechen. Bei proximalen Nerven tritt das Spinalganglion, wie das auch VAN WIJHE fand, in den Wirbelkanal. Die proximalen Nerven laufen eine längere Strecke im Wirbelkanal als die distalen. Der erste Nerv, welcher mit zwei Wurzeln entspringt, zeigt ein atrophisches Verhalten der dorsalen Wurzel, sowie des Ganglion. Diese letzte Thatsache wird von E. ROSENBERG auch für Selachier notirt (9).

Zwischen N. spinalis I und Vagus entspringen wie bei einigen Selachiern aus den ventralen Theilen der Oblongata drei Nerven. Diese Nerven zeigen keine ihnen entsprechenden dorsalen Wurzeln. VAN WIJHE beschreibt bei *A. sturio* zwei solcher Nerven (31 pag. 239). Vielleicht sind für *Acipenser sturio* die Verhältnisse abweichend, was gewiss von großem Interesse ist. Der stärkste dieser Nerven beim Sterlet ist der erste, welcher proximalwärts von Spinalis I entspringt. Er läuft eine Strecke weit durch die Schädelhöhle in distaler Richtung, tritt in einen sehr langen Austrittskanal, welcher schief in distaler Richtung die Schädelwand durchzieht. Nach dem Austritte aus dem Schädel verläuft der Nerv zwischen Parasphenoidrand und Knorpel und schließt sich den ventralen Ästen des Spinalis I und Spinalis II an (Fig. S2, 3). Diese drei Nerven bilden einen Stamm, welcher zum Schultergürtel zieht (Fig. S2 Pb). Der Stamm senkt sich in den breiten Eintrittskanal zwischen Procoracoid und Scapularknorpel: der weitere Verlauf ist von GEGENBAUR angegeben (5 II pag. 96). Der zweite proximalwärts liegende Nerv ist schwächer, der dritte, welcher, wie VAN WIJHE richtig angiebt, ventralwärts vom Vagus entspringt, noch schwächer. Das periphere Verhalten dieser zwei Nerven konnte ich nicht aufklären. VAN WIJHE fand, dass sie auch zum Schultergürtel verlaufen. Im histologischen Abschnitte meiner Arbeit werde ich die Gründe darlegen, nach welchen ich diese Nerven als Theile der Ventralwurzeln von Spinalnerven ansehe. Die ventrale Wurzel des Spinalis I scheint einen Theil ihrer Bahnen verloren zu haben.

### N. Vagus.

Der Stamm des Nerven wird bekanntlich als aus zwei Portionen bestehend beschrieben: einer proximalen und einer distalen. Die proximale Portion ist der N. lineae lateralis (Taf. XVII Fig. 9 Ltr.). Dieser Nerv entspringt mit einer Wurzel weit proximal von der distalen Portion: ihr Ursprung liegt dorsal von den Ursprungsstellen



des Acusticus (*Ac*) und Glossopharyngeus (*Gp*) und zwischen diesen beiden Nerven. Indem der Nerv dorsal vom Glossopharyngeus verläuft, bekommt er von diesem letzten ein Verstärkungsbündel. Mitunter habe ich dieses Bündel nicht gefunden. Distal legt sich der Nerv der dorsolateralen Oberfläche des Vagusstammes eng an und tritt mit diesem aus dem Cranium. Die Richtung des Austrittskanals ist stark distal absteigend. Im Austrittskanal bekommt der Nerv einen feinen Verstärkungsast vom Vagus. Außerhalb des Craniums schmiegt sich der Nerv dem Ganglion vagi an; die beiden Nerven sind hier durch Präparation nicht von einander zu trennen. Distal verläuft der Nerv getrennt vom Vagusstamm und geht, medial vom Scapularknorpel verlaufend, zur Seitenlinie (Fig. 82 *Ltr*).

Die distale Portion ist der eigentliche Vagusstamm (*Vg*), er entspringt bekanntlich mit einer Reihe von mehr oder weniger abgetrennten Bündeln; die Ursprungslinie des Nerven ist ziemlich ausgedehnt. An in 20%iger Salpetersäure maceriertem Gehirne sind die Bündel, welche den Nerv zusammensetzen, viel deutlicher zu sehen; das umgebende Bindegewebe wird nämlich durch dieses Reagens gelöst. Die Zahl dieser serial angeordneten Bündel variiert sogar auf beiden Seiten desselben Individuums. Meist fand ich sechs bis acht Bündel. Bekanntlich variiert auch bei Selachiern die Zahl dieser Bündel bei verschiedenen Formen sehr stark. Die proximalen und distalen Bündel sind schwächer als die mittleren. Auf die folgenden Verhältnisse war meine Aufmerksamkeit erst nach der histologischen Untersuchung der Oblongata gelenkt. Wenn man das Gehirn von der ventralen Oberfläche betrachtet und dabei den Vagusstamm lateralwärts und etwas nach vorn ablenkt, so sieht man, dass die austretenden Bündel in zwei Schichten über einander geordnet sind. Die beiden Schichten liegen eng an einander. Die Bündel der ventralen Reihe sind schwächer als die der dorsalen. Schon in der Nähe der Ursprungsstelle vereinigen sich die Bündel der dorsalen und ventralen Reihe mit einander. Weiter distalwärts bilden sämtliche Bündel einen einzigen Stamm, welcher mit dem N. l. lateralis zum Austrittskanal verläuft. Das Ganglion liegt extracranial.

Der Nerv sendet folgende Äste ab (Fig. 82): der Ramus branchialis I (*Vg B I*) wendet sich nach vorn, bildet eine kleine separate gangliöse Anschwellung, verläuft zwischen den beiden Pharyngobranchialia des zweiten Kiemenbogens und entsendet einen dorsalen Ast und einen ventralen. Der ventrale Ast spaltet sich nach dem

allgemeinen Schema in einen feineren Ramus anterior für den ersten Kiemenbogen und dickeren Ramus posterior für den zweiten. Die übrigen Rami branchiales sowie der Truncus intestinalis (Fig. S2) (*Vgi*) verhalten sich nach dem allgemeinen Schema. Noch ehe die Abgabe der Rami branchiales stattfindet, sendet der Nerv noch vier Äste aus, drei Rami dorsales (*Vgrd*) und einen Ast, welcher zum Schultergürtel verläuft (*Wi*). Dieser feine Ast schließt sich eng an die ventrale Oberfläche des Nervus lateralis an, verläuft mit diesem Nerv zum Scapularknorpel, wo er sich ventralwärts abwendet. Die Verhältnisse dieses Astes zur Schultergürtelmuskulatur konnte ich leider nicht aufklären. Ein ähnliches Verhalten hat WIEDERSHEIM für *Protopterus* beschrieben (41). Die Innervation des Schultergürtels durch einen Vagusast erinnert bekanntlich an das Verhalten des N. Willisii zum Musculus trapezius der Säuger. Den Ramus supratemporalis des N. l. lateralis, welchen VAN WIJHE beschreibt, konnte ich am Sterlet nicht finden.

Der Glossopharyngeus entspringt von der Medulla proximalwärts und etwas ventralwärts vom Vaguskomplexe (Fig. 9 *Gp*). Auch dieser Nerv entspringt mit mehreren Bündeln, welche aber nicht so deutlich ausgesprochen sind, als bei dem vorigen Nerven. Die Bündel vereinigen sich sofort und bilden einen einzigen Stamm. Die Zahl der Bündel variiert von zwei bis drei. Der Nerv läuft eine kürzere Strecke wie der Vagus in absteigender Richtung durch die Schädelhöhle. Der Austrittskanal durchzieht die Schädelwand senkrecht zur Längsachse des Schädels und liegt weit proximal vom Vaguskanal getrennt nach hinten, und ventral von der Gelenkpfanne des Hyomandibulare und vom Querflügel des Parasphenoid (Fig. S2 *Gp*).

In den Angaben von PARKER (28) über jene Nerven sind einige Fehler zu notiren. Die Austrittslöcher des Vagus und Glossopharyngeus liegen nach den Angaben dieses Forschers neben einander. Das ist eben so unrichtig für den Sterlet wie für *A. sturio*. Das Letztere schließe ich aus den Beschreibungen von VAN WIJHE (31). Offenbar ist die Rinne für den Ramus branchialis I Vagi mit dem Austrittskanale des Glossopharyngeus von PARKER verwechselt. Außerdem ist die Zahl der aus der Occipitalregion des Schädels austretenden Spinalnerven unrichtig angegeben. Es sollen nach PARKER sechs Spinalnerven austreten (28 pag. 163, Pl. 16 Fig. 3). Im Falle dieses Verhalten für einen *A. sturio* von acht Zoll Länge richtig sein sollte, und am ausgewachsenen Stör die Zahl ändern, so hätte doch diese überaus wichtige Thatsache erwähnt werden müssen.

Nach der Bildung des extracraniellen Ganglion giebt der Nerv einen Ramus dorsalis, den Ramus branchialis posterior, zum ersten Kiemenbogen und den Ramus anterior zum Hyomandibularbogen, sowie den Ramus communicans zum N. palatinus facialis (Fig. 82 *GF*). Dieser letzte Connectivast verläuft medial vom Spritzlochkanale und spaltet sich in zwei Ästchen, welche beide sich dem N. palatinus anschließen. Manchmal fehlt diese Spaltung.

Der Acusticus (*Ac*) entspringt mit einem Stamme proximal und ventral vom N. lateralis, sehr nahe aber vollkommen abgetrennt und etwas dorsal von den beiden Wurzeln des Facialis. Die Lobi vagi sind an der Stelle des cerebralen Ursprungs des Vagus und Glosso-pharyngeus verdickt. Proximal sind sie schmaler und in der Gegend der Austrittsstelle des Facialis verschwinden die Stränge in die Seitenwände der Oblongata und setzen sich direkt, wie oben erörtert, in die dorsale Wurzel dieses Nerven fort (Fig. 9 *Frd*). Die oben erwähnten seitlichen Abzweigungen der hinteren Längsbündel bilden die schwächere ventrale Wurzel des Facialis (*Frr*). Diese Verhältnisse werden im histologischen Abschnitte detaillirt beschrieben. Die dorsale Wurzel des Facialis hat, wie es die histologische Untersuchung lehrt, feinere Fasern als die ventrale. Die dorsale Wurzel liegt dorsal und etwas proximal von der ventralen. Beide Wurzeln legen sich eng an einander und verlaufen proximal mit den beiden Trigemini zum gemeinschaftlichen Austrittskanale. Zwischen den Austrittsstellen des Acusticus und Facialis entspringen aus der ventralen Oberfläche der Oblongata zwei äußerst schwache Nerven. Es sind die Abducentes. Die Selbständigkeit der Augenmuskelnerven bei Ganoiden ist von SCHNEIDER (42) erwiesen. Der Abducens legt sich eng zwischen die Stämme des Trigeminus II und Facialis und tritt gemeinsam mit diesen Nerven in die Augenhöhle, wo er sich zum M. rectus externus biegt (Fig. 82 *Ab*).

Der Trigeminus II entspringt auch mit zwei Wurzeln von fast ein und derselben Dicke (Fig. 9 *T II d* und *r*). Die dorsale Wurzel geht aus dem Lobus trigemini (*T II d*), die ventrale (*T II r*) aus den seitlichen Theilen der Oblongata, ventral von dem Wulste der Cerebellarleiste (Corpus restiforme auct.) und dorsal-proximal von den Wurzeln des Facialis hervor. Beide Wurzeln bilden einen Stamm, welcher dorsal-medial vom Facialis zur gemeinschaftlichen Austrittsöffnung verläuft.

Der Trigeminus I entspringt ventral vom sogenannten Pedunculus cerebelli und proximal vom Facialis mit zwei Wurzeln.



Die dorsale Wurzel (*TId*) ist beträchtlich dicker als die ventrale (*TIr*), entspringt etwas proximal und besteht aus feinen Fasern, die schwächere ventrale Wurzel aus dickeren. Der Stamm des Trigemini I legt sich ventral-medial zum Stamm des Trigemini II und verläuft zum gemeinschaftlichen Austrittskanal. VIAULT (57 pag. 461) fand an *Seymna spinosa*, dass der vorderste Stamm des Trigemini (der Trigemini I also) mit zwei Wurzeln entspringt.

Der Trochlearis (*Tro*) kommt aus der Rinne zwischen Cerebellum und Tectum opticum, läuft eine Strecke weit durch die Schädelhöhle und durchbricht die Orbitalwand, wo er ventral vom Ramus ophthalmicus profundus, wie VAN WILHE beschrieben hat, verläuft (Fig. S2 *Tro*). Der Oculomotorius (*Oc*) entspringt von der Basis des Mittelhirnes in der Nähe der hinteren Peripherie des Lobus infundibuli, durchbricht die Orbitalwand dorsal-proximal vom Foramen opticum und verhält sich entsprechend VAN WILHE's Angaben.

N. Trigemini I, Trigemini II, Facialis und Abducens treten durch einen und denselben Kanal in die Orbitalhöhle. Die ersten drei Nerven bilden im Kanal eine für den ersten Blick ungetrennte gangliöse Anschwellung — das Ganglion Gasseri. Peripher vom Ganglion entspringen die Äste. Um die Zusammensetzung des Ganglion Gasseri näher zu prüfen benutzte ich folgende Methode. Das mit dem Nervenkomplex und Gasserischen Knoten vorsichtig auspräparierte Gehirn zerlegte ich in eine Celloidin-Querschnittsserie, fand aber bessere Präparate in den Schnitten einer Paraffinserie, welche auf das Objektglas durch eine nicht zu dünne Lösung von Celloidin in Äther und Nelkenöl aufgeklebt wurden, wobei das Nelkenöl bei einer Temperatur von 37—40° C. im Trockenschranke langsam verdunstete (Methode von H. SCHÄLLIBAUM). Die bei Celloidinarbeit unvermeidliche Behandlung mit Äther wirkt nicht auf das Gehirn der Säuger, ändert aber etwas die Struktur des centralen Nervensystems der Fische. Außerdem erhält man mit Paraffin dünnere Schnitte, was für die vorliegende Untersuchung von Vortheil war.

Etwas distal vom Ursprunge bilden die beiden Wurzeln des Trigemini II einen einzigen Stamm. Eine vollständige Mischung der feinfaserigen sensorischen und dickfaserigen motorischen Elemente findet nicht statt. Die motorischen Fasern bilden den ventro-lateralen Abschnitt des Stammes, wie es der Schnitt Taf. XXI Fig. 66 *TIIr* und *d* darstellt. Ventral liegt der Stamm des Facialis, die schwache motorische Wurzel (*Frr*) schließt sich der ventro-medialen

Seite des Stammes an. Die beiden Nerven (*TII* und *I'*) sind von einer Schicht von Bindegewebe von einander getrennt. Ventral verläuft der schwache Abducens (*Ab*). Der Schnitt ist aus der Stelle genommen, wo der Austritt des Trigeminus I stattfindet. Man sieht die dorsale feinfaserige Wurzel (*TId*) vollkommen von der ventralen dickfaserigen (*TIv*) abgetrennt. Lateral vom Stamme des Trigeminus II liegt eine Anhäufung von runden gangliösen Zellen (*G TII*), zu welchen die feinen sensorischen Fasern des Nerven verlaufen. Der distale Schnitt (Fig. 68) zeigt, dass der Trigeminus II in sein Ganglion eingetreten ist (*G TII*). Ventro-lateral liegt eine andere gangliöse Anschwellung (*Gf*), in welche die Fasern des Facialis eintreten. Die beiden Ganglien sind durch dicke Schichten von Bindegewebe von einander getrennt. In der Strecke, welche zwischen den Schnitten Fig. 66 und Fig. 68 lag, fand ich einen feinen Connectivast, welcher den Stamm des Facialis mit dem Ganglion Trigemini II verbindet. Außerdem sieht man auf dem Schnitt Fig. 68 eine kleine Anhäufung von Ganglienzellen (*V'*). Auf proximalen Schnitten findet man, dass *V'* ein Theil des Ganglion Trigemini II ist. Auf dem Schnitte Fig. 68 sieht man, dass die Zellen der Anhäufung *V'* nahe zum Ganglion des Facialis treten. Bei starker Vergrößerung findet man einen feinen Faserstrang, welcher das Ganglion Facialis mit *V'* verbindet. Auf dem betreffenden Schnitte sind noch die Fasern der beiden Wurzeln des Trigeminus I in zwei getrennte Bündel gruppiert (*TId*, *TIv*). Ein weiter distal liegender, nicht abgebildeter Schnitt zeigt dasselbe Verhalten der beiden Wurzeln des Trigeminus I. Zwischen den feinen Fasern der dorsalen Wurzel erscheinen sparsam zerstreute Ganglienzellen. Der betreffende Schnitt ist durch die vorderen Abschnitte der Ganglien des Facialis und des Trigeminus II geführt. Außer der angeführten sind keine anderen Verbindungen der beiden Nerven (Facialis und Trigeminus II) zu beobachten. Weiter distal liegende Schnitte lehren, dass zwischen der dorsalen und ventralen Wurzel des Trigeminus I ein Faseraustausch stattfindet. Ein kleiner Theil der dorsalen Fasern geht in die ventrale Wurzel und ein größerer Theil der ventralen in die dorsale über. Eine vollständige Verschmelzung der Wurzeln, wie es bei Trigeminus II der Fall ist, findet bei Trigeminus I nicht statt. Die Zahl der gangliösen Zellen steigt in dieser Querschnittsebene. Auf noch mehr peripher liegenden Schnitten (Fig. 67) trennt sich von der ventralen Wurzel des Trigeminus I ein lateralwärts verlaufender Ast (*A*) ab, der Nervus maxillaris inferior von VAN WIJHE. Der

Nerv verläuft zwischen Trigeminus II und Facialis. Im centralen Abschnitte des Astes findet man einige Ganglienzellen. Weiter distal verschmilzt der Rest der ventralen Wurzel des Trigeminus I mit der dorsalen Wurzel (Fig. 65 *TI*). Die Zahl der Ganglienzellen im Stamme wächst beträchtlich. Das Verhalten der noch proximal liegenden Schnitte des Nervenkomplexes zeigt kein Interesse. Es beginnen die Abzweigungen der peripherischen Äste, welche weiter unten näher behandelt werden.

Aus dieser Beschreibung der Struktur des Ganglion Gasseri beim Sterlet sind folgende Schlüsse zu ziehen. Die Nerven: Facialis, Trigeminus II und Trigeminus I entspringen mit dorsalen feinfaserigen und ventralen dickfaserigen Wurzeln. Die drei Nerven bilden keinen »Komplex« im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern sind drei eng anliegende und durch Bindegewebsschichten getrennte Nerven. Jeder Nerv besitzt sein Ganglion. Der Facialis und Trigeminus II verbinden sich mit einem dünnen Connectivast, welcher vom Stamme des Facialis zum Ganglion des Trigeminus II läuft, sowie durch ein Fasersystem, welches beide Ganglien mit einander verbindet. Vielleicht entsprechen diese Verbindungen derjenigen, welche MARSHALL und SPENCER bei Selachierembryonen zwischen Trigeminus und Facialis beobachtet haben (37 pag. 488). Andere Verbindungen sind von mir am »Nervenkomplexe« nicht wahrgenommen worden.

Am Trigeminus II und Facialis sind die dorsalen und ventralen Wurzeln schon nahe am cerebralen Ursprunge in einen Stamm verbunden. Beim Trigeminus I zeigt die dorsale und ventrale Wurzel eine größere Selbständigkeit. Die Verbindung geschieht weit distal (peripher) und eigentlich nach der Abgabe des ersten Astes (*R. maxillaris inferior*). Central vom Ursprunge dieses Astes ist nur ein Austausch von Fasern zwischen beiden Wurzeln zu konstatiren. Wenn wir in Betracht nehmen, dass der *R. maxillaris inferior* ein Ast ist, welcher beim Sterlet nach seinem histologischen Charakter, sowie nach seinen Verzweigungen als ein motorischer zu deuten ist, so können wir sagen, dass der *N. trigeminus I* eine Neigung zur Individualisirung eines Theiles seiner ventralen Wurzel zeigt. Vielleicht könnte diese Auffassung bei weiterer Bearbeitung des Nerven bei Selachiern als Stütze der Ansicht GEGENBAUR's dienen, dass nämlich die Augenmuskelnerven Derivate der motorischen Elemente des Trigeminus seien. Außerdem ist zu bemerken, dass bei der Abgabe des ersten Astes (*R. maxillaris inferior*) im centralen Abschnitte des Astes einige wenige Ganglienzellen bleiben. Dieses Verhalten könnte



vielleicht eine Abtrennung eines Theiles des Ganglions (Ganglion oculomotorii) erklären. Alles dies erfordert natürlich weitere Arbeit.

Bei der Darstellung der Innervationsterritorien der drei Nerven des Komplexes werde ich hauptsächlich der Terminologie von VAN WIJHE folgen. Dieser Forscher hat die Nervenverzweigungen vollkommen richtig beschrieben, nicht aber die Zusammengehörigkeit einiger wichtiger Äste zu diesem oder jenem Nerv richtig verstanden. Daher erscheint eine kurze, neue Beschreibung nothwendig. Außerdem aber habe ich gegen VAN WIJHE's Deutung einiger Nerven einige Einwände zu machen.

Um die Fehler, welche bei einer Trennung der Nervenstämme des Komplexes mit dem Skalpelle entstehen können, zu vermeiden, habe ich die chemische Methode, welche LANGERHANS und besonders SCHWALBE empfohlen hat, angewendet. Es ist das die Maceration des Präparates in 20%iger Salpetersäure, eine Methode, welche auch SCHNEIDER bei seinen Untersuchungen an den Augenmuskelnerven der Ganoiden mit großem Erfolge anwendete. Nachdem die Hauptnerven der Augenhöhle vorsichtig auspräparirt waren und das Cranium, sowie der Austrittskanal der Nerven breit geöffnet, legte ich das Präparat für sechs bis zwölf Stunden in 20%ige Salpetersäure. Nach dieser Maceration erschienen die Nerven äußerst deutlich. Das beruht zum Theil auf der Auflösung des umgebenden Bindegewebes, zum Theil aber auf der ausgesprochenen Xantoproteinfärbung der Nerven. Wie SCHNEIDER schon bemerkte, kann man bei solchen Untersuchungen gutes Alkoholmaterial mit Vortheil verwenden. Nach vierundzwanzigstündiger Maceration im Sommer kann man mit Pinsel und Nadel die Hauptverzweigungen der Cranialnerven einer Froschlarve von  $2\frac{1}{2}$  cm Länge sehr leicht auspräpariren. Nach Abwaschung solcher Präparate kann man die Zusammengehörigkeit der Äste zu diesem oder jenem Nerv leicht nachweisen, indem man die Nerven vorsichtig schichtenweise von einander abtrennt. Dabei muss man die Reihenfolge, in welcher die Nerven im Austrittskanale liegen, nicht vergessen. Zuerst trennt man den Trigeminus II, dann den Trigeminus I und schließlich den Facialis.

Die Einwände, welche KRAUSE (65 pag. 48) gegen die Salpetersäure-Methode geäußert hat, habe ich in Betracht gezogen. Ich hoffe sie aber dadurch zu beseitigen, dass ich an die oben beschriebene Untersuchung des Nervenkomplexes auf Schnittserien erinnere. Auch fand ich, dass nach zwölfstündiger Maceration solch feine Connectiv-äste wie z. B. der Verstärkungsast des Trigeminus II zum Ramus

oticus oder die Glossopharyngeus-Palatinus-Anastomose konstant erhalten blieben.

Der Trigeminus II und seine Äste sind auf Fig. 82 roth dargestellt. Außerhalb des Austrittskanals sendet der Nerv den R. ophthalmicus superficialis ab (*Os*); der Ast verläuft am Gewölbe der Augenhöhle zur Ethmoidalregion, wie das VAN WIJHE beschreibt. Der centrale Abschnitt des Astes geht beim Sterlet nicht in einen besonderen Knorpelkanal, wie beim Stör. Nach vorn und ventralwärts verläuft der N. buccalis (N. rostri externus, STANNIUS). Der Nerv verläuft lateral vom seitlichen Vorsprung der Basis cranii der Orbitalregion. Diesen Vorsprung nennt PARKER »expansions of the Trabeculae<sup>1</sup>. Der Nerv geht zur ventralen Oberfläche des Rostrum, wo er mit benachbarten Nerven einen Plexus bildet: die Hauptzweige dieses Plexus innerviren die Bartfäden. Der N. buccalis ist also nicht ein Ast des Facilis, wie VAN WIJHE vermuthet (31 pag. 208).

Außer diesen Ästen sendet der Trigeminus II einen schwachen Verstärkungsast zum R. oticus des Facialis (*ot*), sowie einen starken zum R. hyoideus des Truncus hyoideomandibularis. Um diese Verhältnisse wahrzunehmen, muss man den Knorpelkanal des R. oticus öffnen, schichtenweise den Knorpel, die seitlichen Flügel des Parasphenoids, sowie den Kopf des Hyomandibulare abtragen, um den ganzen Verlauf des Truncus hyoideomandibularis frei übersehen zu können. Wenn man an einem solchen in Salpetersäure macerirten Präparat den Stamm des Trigeminus II vorsichtig entfernt, so zieht man mit dem Nerv einen kleinen Faserantheil vom R. oticus und ein starkes Fasernkontingent des R. hyoideus des Facialis ab. Bei vorsichtiger Zerfaserung kann man die Fasern bis zur distalen Knorpel-epiphyse des Hyomandibulare abtrennen.

Der Trigeminus I ist auf der Zeichnung blau dargestellt; der Nerv sendet den R. ophthalmicus profundus aus (*Opr*), welcher dorsal vom Trochlearis verläuft und sich so weiter verhält, wie es VAN WIJHE beschreibt. Der Ophthalmicus profundus, sowie der Ophthalmicus superficialis bekommen keine Connectiväste vom Facialis (Portio facialis ophthalmici). Ventral giebt der Trigeminus I den R. maxillaris inferior VAN WIJHE's (*A*) ab, welcher dorsal vom Palatoquadratum in Fettgewebe verläuft, innervirt den M. adductor mandibulae, geht zwischen Maxillare (*Mx*) und Palatoquadratum zum Unterkiefer, wo er sich, entsprechend VAN WIJHE's Beschreibung,

<sup>1</sup> Mit diesen »expansions of the trabeculae« ist bei Sterlet ein rundes Knorpelstück durch Bandmasse verbunden. Es ist auf Fig. 82 dargestellt.

zwischen Dentale und Mandibularknorpel legt. Zur ventralen Oberfläche des Rostrum geht der N. maxillaris superior (VAN WIJHE) (blau), er schließt sich eng und ventral dem R. buccalis des Trigeminus II an, wie VAN WIJHE fand, verläuft lateral vom seitlichen Vorsprung der Basis cranii und verhält sich wie der N. buccalis. Der Nerv sendet einen starken Hautast aus, welcher die ventrale Oberfläche des ethmoidalen Abschnittes des Rostrum innerviert (*B*).

Nach der Abtrennung der so eben beschriebenen Nerven bleibt der Facialis (in der Zeichnung schwarz angegeben) noch übrig. Er sendet den R. oticus aus (*Ot*), welcher, wie wir sahen, ein gemischter Ast ist, also nicht ausschließlich zum Trigeminus gehört, wie VAN WIJHE meinte. Zur ventralen Oberfläche des Rostrum geht der R. rostri internus (STANNIUS), der Nerv verläuft medial vom ventralen Vorsprung der Basis cranii und verhält sich weiter wie der N. buccalis und Maxillaris superior. Von VAN WIJHE ist dieser Nerv als Palatinus anterior bezeichnet und als Ast des N. palatinus trigemini aufgefasst. Ein N. palatinus trigemini existiert beim Sterlet nicht; der N. palatinus ist ausschließlich ein Ast des Facialis; ich bezweifle auch, dass die Wurzeln *rpt*, welche VAN WIJHE auf Fig. 3 seiner Arbeit vom Stör abbildet, dem Trigeminus angehören. Auch die Bezeichnung dieses Nerven als Palatinus ist nicht treffend. Der Nerv steht in keinen Verhältnissen zum Palatoquadratum. Dieser Umstand allein kann freilich nicht als Vorwurf gegen die Deutung gelten: das Wichtigste aber ist, dass der Facialis einen echten R. palatinus absendet, — es kann daher nicht der N. rostri internus ein zweiter Palatinus sein. Wie schon bemerkt bilden alle drei zum Rostrum verlaufende Nerven (blau, roth und schwarz) einen Plexus, welcher starke Äste zu den Bartfäden sendet.

Ventral entspringt der dicke aus zwei oder drei Bündeln bestehende N. palatinus posterior (VAN WIJHE) (*Pt*). Alle drei Bündel gehören ausschließlich dem Facialis an. Beim Sterlet durchbricht der Nerv lateral den Gaumenapparat zwischen dem sogenannten Cartilago impar und dem Palatoquadratum, sendet einen Ast zur dorsalen Oberfläche dieses letzteren und verzweigt sich in der Schleimhaut des Gaumens. Der Nerv bekommt einen anastomotischen Ast vom Glossopharyngeus (*GF*). Da kein N. palatinus anterior angenommen werden konnte, so musste der Nerv als N. palatinus facialis bezeichnet werden. Der Truncus hyoideo-mandibularis (nach VAN WIJHE Facialis) entspringt mit zwei Wurzelchen, wendet sich sofort lateral und caudal, tritt in einen Knorpelkanal, dessen dünne laterale



Wand vom Querflügel des Parasphenoids bedeckt ist. Der Nerv tritt in der Nähe des hinteren Randes des Parasphenoidflügels aus, umkreist die hintere Peripherie des Hyomandibulare und zerfällt in zwei Äste: R. mandibularis (*Md*) und Hyoideus (*Hy*). Der R. hyoideus verläuft, entsprechend der Beschreibung von VAN WIJHE, zur hinteren Peripherie des Hyomandibulare; der R. mandibularis zieht sich der vorderen Peripherie entlang, kreuzt medial das Symplecticum und geht zum Unterkiefer. Die Verzweigungen sind bei VAN WIJHE angegeben. Den R. mandibularis externus fand ich beim Sterlet nicht.

Trotz wiederholter Präparation sehr großer Fische fand ich keinen vorderen Spritzlochast des Facialis. Die rudimentäre Spritzlochkieme wird von Verzweigungen des R. anterior glossopharyngei von hinten her innerviert. Es sind äußerst feine Äste, welche zur ventralen Mündung des Spritzlochkanales gelangen. Ich bin überzeugt, dass beim Sterlet kein vorderer Spritzlochast des Facialis existiert.

In Bezug auf den R. rostri internus Stannius ist etwas Unklarheit in der neueren Litteratur. In Folge der analytischen Behandlung, welcher STANNIUS das kolossale Material unterzog, ist die Aufgabe der Identifizierung der beobachteten Nerven mit den von STANNIUS beschriebenen oft keine leichte. STANNIUS wusste nicht, dass der Buccalis und Maxillaris superior von VAN WIJHE zwei Nerven sind. Es waren also beide Nerven von STANNIUS N. buccalis, sowie N. rostri externus bezeichnet. Doch konnte der N. rostri internus nur der N. palatinus anterior VAN WIJHE'S sein. Die N. rostri beschreibt STANNIUS auf pag. 44 (3). Welchen Nerv konnte aber STANNIUS als R. maxillaris superior bezeichnen? Auf pag. 43 giebt er an, dass beim Stör der N. maxillaris superior sowie der Palatinus einen anastomotischen Ast vom Glossopharyngeus bekomme und sich zur dorsalen Oberfläche des Palatoquadratum (vorstreckbarer Gaumapparat) ziehe. Es ist also klar, dass der R. palatinus facialis der Nerv ist, welchen STANNIUS als Maxillaris superior bezeichnet. Aus pag. 56—57 schließe ich, dass STANNIUS als Palatinus einen der Stämme des R. palatinus facialis ansieht. Es folgt daraus, dass STANNIUS im R. palatinus facialis zwei Nerven sieht: Maxillaris superior und Palatinus. Wahrscheinlich war es eben die Zusammensetzung des Nerven aus mehreren Stämmen, sowie die Verzweigung des anastomotischen Astes vom Glossopharyngeus, was STANNIUS Veranlassung gab, im Palatinus zwei Nerven zu sehen. Auf pag. 43 ist vollkommen klar, dass Maxillaris inferior von STANNIUS und VAN WIJHE einen und denselben Nerven vorstellen.

Dass der *R. rostri internus* ein Zweig des *Facialis* sei, ist schon von MARSHALL und SPENCER (37 pag. 488) an Haifischembryonen gefunden worden. Diese Forscher machen aber eine Angabe, welche zu Konfusionen führen kann. Sie meinen, es sei unrichtig, den *Buccalis* als Ast des *Trigeminus* anzusehen. Aus der obigen Darstellung ist ersichtlich, dass der *Trigeminus* II eben so wie der *Facialis* einen *Buccalast* abgibt (*R. rostrales*). Offenbar hat auch VAN WIJHE, welcher die Beobachtungen von MARSHALL und SPENCER bestätigt, nicht denjenigen Nerven vor sich gehabt, welchen er als *Buccalis* bei Ganoiden bezeichnet, sondern den *R. rostri internus* (30 pag. 26).

Wir wissen, dass der *N. infraorbitalis*, die eigentliche Fortsetzung des Stammes des *Maxillaris superior*, bei Selachiern als interarcuärer Nerv zwischen dem ersten und zweiten dorsalen Labialknorpel verläuft, d. h. zwischen dem ersten und zweiten Präoralbogen (6). Der *N. maxillaris inferior* ist der interarcuale Nerv zwischen dem zweiten Labialknorpel und Mandibularbogen. Daraus folgt, dass, wenn man die Innervationsterritorien der beiden Trigemini bei *Hexanchus* oder bei *Squatina* trennt, wie ich es beim Sterlet gethan habe, der *N. maxillaris superior* höchst wahrscheinlich als Ast des ersten Segmentalnerven (also des *Trigeminus* I) sich nachweisen lasse, da der *Maxillaris superior* im ersten Interarcualraume verläuft. Der *Maxillaris inferior* wird höchst wahrscheinlich dem zweiten segmentalen Cranialnerven (*Trigeminus* II) angehören. Von dem diese Betrachtungen liefernden Standpunkte erscheinen die Verhältnisse des Sterlets vollkommen unverständlich. Wir können den blauen Rostralnerv als *Maxillaris superior* nach VAN WIJHE deuten. Der rothe Buccalnerv kann nicht als *Maxillaris superior* aufgefasst werden, denn er ist ein Ast des zweiten Segmentalnerven. Wenn wir den blauen Nerv als *Maxillaris superior* auffassen, so bleibt der Ast A vollkommen unverständlich. Dieser Ast erscheint aber bei Vergleichung des Sterlets mit *Polypterus* als der einzige Nerv, welchen wir als *Maxillaris inferior* auffassen können. Allein der *Maxillaris inferior* soll ein Ast des zweiten Segmentalnerven sein, beim Sterlet erscheint er als Ast des ersten Segmentalnerven.

Man kann aber eine andere Deutung vorschlagen. Es ist höchst wahrscheinlich, dass der erste Labialknorpel bei höheren Formen durch das *Os praemaxillare*, und der zweite Labialknorpel durch das *Os maxillare* ersetzt wird (GEGENBAUR 5, 6, S. . Wenn wir bei der Deutung der Knochen des Sterlets die Verhältnisse dieser letzten zu den Nervenstämmen in Betracht ziehen, so müssen wir den Knochen

*Mr* nicht als Maxillare, sondern als Prämaxillare deuten, da eben der Knochen vor einem Nerven liegt, welcher als Ast des ersten Segmentalnerven, als *Maxillaris superior* zu deuten ist. Auf Grund dieser Betrachtungen gelange ich zu dem Schlusse, dass der *N. maxillaris inferior* der Selachier weder bei Knorpel- noch bei Knochenganoiden vorhanden ist. Es folgt nämlich daraus, dass wir keinen Visceralast für den zweiten Segmentalnerv dieser Formen nachweisen können. Wenn man diese Auffassung annimmt, so gelangt man zu einer ziemlich gleichmäßigen Anordnung der Äste der drei vorderen Segmentalnerven bei Ganoiden. Der erste Segmentalnerv, *Trigeminus I*, giebt einen *R. ophthalmicus*, einen *R. buccalis* und einen Visceralast (*R. maxillaris superior*) (A). Der zweite Segmentalnerv, *Trigeminus II*, giebt ebenfalls einen *R. ophthalmicus*, einen *R. buccalis* ab: der Visceralast (*R. maxillaris inferior*) ist reducirt. Der dritte Segmentalnerv, der *Facialis*, giebt einen *R. oticus* (gemischt), einen *R. buccalis*, einen *R. pharyngeus* (*Palatinus*) und als Visceralast den *Truncus hyoideomandibularis*. Der *R. anterior* des Visceralastes (*Spritzlochast*) ist entsprechend dem rudimentären Zustand der *Spritzlochkieme* reducirt. Die vorgetragene Ansicht über den Mangel des *R. maxillaris inferior* der Selachier bei Ganoiden ist übrigens nur unter der Voraussetzung plausibel, dass die Zerlegung der Innervationsterritorien bei *Hexanchus* das postulierte Resultat bestätigt. — Nach GEGENBAUR giebt der *Facialis* bei *Hexanchus* zwei Hauptäste: einen *N. palatinus* zur Gaumenschleimhaut, von welchem auch der *R. anterior* für den *Spritzlochkanal* entspringt, und den *R. hyoideomandibularis* als *R. posterior* der *Spritzlochkieme*, ab. Die sekundären Verzweigungen dieser letzteren sind der *R. mandibularis externus* und der *R. hyoideus*. Die klaren Verhältnisse des *Facialis* bei *Hexanchus* können keinen Zweifel über die Deutung der Äste erwecken. Der *R. palatinus*, welcher den *Spritzlochast* absendet, ist ein *R. pharyngeus*, von welchem ein *R. anterior* an die *Spritzlochkieme* sich abzweigt. Dieser letzte bildet also den *R. praetrematicus* nach der trefflichen Terminologie VAN WIJHE'S (30). Bei *A. ruthenus* ist der *N. palatinus* als ausschließlich dem *Facialis* angehörender Zweig, dem *R. palatinus* von *Hexanchus* entsprechend, aufzufassen. Er muss also bei *A. ruthenus* auch als *R. pharyngeus* gedeutet werden. Beim Sterlet fand ich keinen *Spritzlochast*; der *R. anterior facialis* fehlt also bei dieser Form, oder er muss jedenfalls, der schwachen Entwicklung der *Spritzlochkieme* entsprechend, äußerst rudimentär sein. Bei *Hexanchus* ist dieser *R. anterior* eben-



falls schwach entwickelt und ist, wie GEGENBAUR sagt, mit Mühe zu verfolgen. Es ist übrigens recht verständlich, dass bei der Reduktion der Innervationsterritorien einer schwindenden Kieme es eben der R. anterior ist, welcher wegen seiner schwächeren Entwicklung zuerst verschwinden soll. Es ist höchst wahrscheinlich, dass der R. buccalis facialis (N. rostri internus) bei Hexanchus entweder fehlt nach den Beobachtungen GEGENBAUR's, oder äußerst rudimentär ist, was sich durch die schwache Entwicklung des rostralen Abschnittes des Schädels bei Notidaniden erklärt. Die R. buccales trigemini sind ja auch bei Hexanchus im Vergleiche mit Knorpelganoiden schwach entwickelt. Der ganze Truncus hyoideomandibularis von Hexanchus ist ohne jeden Zweifel als R. posterior der Spritzlochkieme aufzufassen. Es ist also ein R. posttrematicus. Dieser Nerv entspricht vollkommen dem Truncus hyoideomandibularis von A. ruthenus, welcher also ebenfalls ein R. posterior der Spritzlochkieme ist. Der R. mandibularis sowie der R. hyoideus und noch sonstige Verzweigungen (Mandibularis externus und internus VAN WIJHE) sind also sekundäre Verzweigungen eines Stammes, welcher dem Truncus hyoideomandibularis von Hexanchus als homolog aufzufassen ist.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich, dass VAN WIJHE keine Veranlassung hatte, den R. mandibularis der Knorpelganoiden als einen R. anterior aufzufassen. Auch bei Hexanchus, bei welchem er auch vorkommt, hat ja der Nerv diese Bedeutung nicht. Bei dieser letzten Form ist er als eine sekundäre Abzweigung eines R. posterior, welcher durch den ganzen Truncus hyoideomandibularis dargestellt ist, aufzufassen. Dieselbe Deutung des Truncus hyoideomandibularis sollen wir auf Knorpelganoiden beziehen, wenn wir keinen Fehler gegen die morphologische Methode begehen wollen, indem wir die Erklärung der Verhältnisse niederer Formen (Hexanchus) aus den Verhältnissen höherer (Acipenser) vornehmen.

Da VAN WIJHE unberechtigter Weise den R. mandibularis als einen R. anterior auffasste, musste er unbedingt zu dem Schlusse kommen, dass bei Vorfahrenformen hinter dem Nerv ein bei jetzt lebenden Formen verschwundener Kiemenspalt vorhanden war. Diese Kiemenspalte sollte zwischen Kieferstiel und Hyoid liegen. Aus den oben erörterten Betrachtungen folgt, dass die Theorie von VAN WIJHE einer thatsächlichen Stütze entbehrt.

Bei Hexanchus verläuft der R. posterior der Spritzlochkieme der vorderen Peripherie des Hyoid entlang und vor der Radii branchiostegi. Bei Knorpelganoiden dagegen kreuzt der Truncus hyoideo-

mandibularis die hintere Peripherie des Hyoidbogens: ein Zweig, der R. mandibularis, verläuft vor der Basis operculi, ein anderer Zweig, R. hyoideus, verläuft hinter der Basis operculi.

Diese Verhältnisse können aber kein Gewicht gegen die Deutung der Trunci hyoideo-mandibularis der Knorpelganoiden als eines R. posterior haben. Wir wissen ja, dass diese Verhältnisse nicht für alle Ganoiden gültig sind. Bei *Polypterus bichir* kreuzt der R. mandibularis die vordere Peripherie des Hyomandibulare, der R. hyoideus die hintere (31). Der Truncus hyoideo-mandibularis von *Lepidosteus* durchzieht das Hyomandibulare. Es sind dieses schwankende und Übergangsverhältnisse. Diese Verhältnisse der Knochenganoiden allein können wohl schwerlich als Erklärung des Befundes bei Knorpelganoiden dienen, da es wieder ein Versuch von Erklärung niederer Organisationen durch höhere Formen wäre.

Eine genügende Erklärung des anomalen Verhaltens des Truncus hyoideomandibularis der Knorpelganoiden ist aus einer Vergleichung des Cranium von *A. ruthenus* mit dem Cranium von *Hexanchus* abzuleiten. Wir sehen, dass die Gelenkpfanne für den Hyoidbogen bei *Hexanchus* (Taf. XVII Fig. 7g) im Vergleiche mit der Stellung dieser Pfanne bei *Acipenser* weit mehr distalwärts steht (Taf. XXIII Fig. 82). Bei *Hexanchus* ist der Abstand zwischen dem Postorbitalfortsatz und der Gelenkpfanne verhältnismäßig weit größer als bei *Acipenser*. Für die letztere Form kann man annehmen, dass das Hyomandibulare in der Gegend des Postorbitalfortsatzes mit dem Cranium artikuliert. Außerdem ist zu bemerken, dass der Glosso-pharyngeus des Sterlet sofort beim Austritt aus dem Schädel seinen Visceralbogen trifft. Sein Kanal in der Schädelwand verläuft quer zur Längsachse. Bei *Hexanchus* ist der Austrittskanal des Glosso-pharyngeus stark von vorn nach hinten geneigt. Der erste Branchialast des Vagus beim Sterlet hat einen deutlich ausgesprochenen Verlauf nach vorn, bei *Hexanchus* dagegen nach hinten. Aus diesen Thatsachen folgt, dass der Visceralapparat der Knorpelganoiden gegenüber demjenigen von *Hexanchus* nach vorn verschoben ist. Auf Grund dieser Verschiebung des Visceralapparates der Knorpelganoiden ist das anomale Verhalten des Truncus hyoideo-mandibularis, welcher die hintere Peripherie des Hyomandibulare kreuzt, recht leicht zu erklären. Erst nach dieser Erörterung gewinnen die Verhältnisse der Knochenganoiden, bei welchen der Truncus hyoideo-mandibularis das Hyomandibulare durchbricht (*Polypterus*), an Gewicht und stützen unsere Erklärung.

Ein *R. praetrematicus* (*R. anterior*) kann ohne vorhergehende Abortirung seiner Kiemenspalte nur in Folge der complicirtesten und schwierig vorstellbaren Umwandlungen in das Innervationsgebiet des *R. posttrematicus* gelangen. Wenn aber der Kiemenspalt abortirt, so ist schwer denkbar, dass der schwache *R. praetrematicus* überdauern wird. Ein Nerv aber, welcher bei einer Form die vordere Peripherie eines Skeletstückes kreuzt, kann bei verwandten Formen die hintere Peripherie desselben Skeletstückes kreuzen. Dazu sind keine tiefgreifenden Umwandlungen nöthig. Um naheliegende Beispiele zu wählen, kann man aus den Untersuchungen von VAN WIJHE auf das Verhalten des *R. mandibularis internus* hinweisen. Dieser Nerv kreuzt bei Knorpelganoiden die mediale Seite des Symplecticum, bei *Spatularia* (31 pag. 250) durchläuft der Nerv die Gelenkpfanne am vorderen Ende des Symplecticum längs der Innenseite des Bandes, welches das Symplecticum mit dem Unterkiefer verbindet. Bei Knorpelganoiden kreuzt der *R. mandibularis* die hintere Peripherie des Hyomandibulare, bei *Polypterus* dagegen die vordere.

Aus dem Gesagten folgt also, dass es unrichtig ist, den *R. mandibularis* als nicht zu dem Hyoid angehörend anzunehmen, wie es VAN WIJHE will. Diese Meinung verliert jedes Gewicht, wenn man das Verhältnis der Knorpelganoiden durch jenes von *Hexanchus* erklärt. Wo konnte denn eigentlich bei Notidaniden die verschwundene Kiemenspalte liegen? Bei diesen primitiven Formen ist das Cranium noch nicht hyostilisch geworden und doch existirt bei diesen Formen ein *R. mandibularis*, sowie ein *R. hyoideus*.

#### IV. Struktur des Rückenmarks und der Medulla oblongata.

Bevor ich zur Darstellung der Struktur der Medulla oblongata gelange, sind einige kurze Bemerkungen über die Struktur des Rückenmarks vor auszuschicken. Für die Untersuchung wurde eine mittlere Strecke entsprechend den Austrittsstellen von zehn Rückenmarksnerven genommen. Die dorsalen, sowie die ventralen Wurzeln entspringen bei Ganoiden bekanntlich etwas asymmetrisch. Der Grad dieser Asymmetrie variirt. An den Stellen, wo sie am meisten ausgesprochen ist, entspringen die linken Wurzeln 1 mm distal von den rechten. Von zehn Wurzeln fand ich bei zweien einen vollkommen symmetrischen Austritt. Der Asymmetrie der Wurzeln entspricht eine leichte Asymmetrie der Neuralbogen. Auf der untersuchten Strecke finde ich, dass die ventrale Wurzel konstant 1 mm



proximal von der entsprechenden dorsalen entspringt. Die dorsalen sowie die ventralen Wurzeln verlaufen eine Strecke weit caudalwärts im Wirbelkanale, ehe sie zu den Austrittsöffnungen gelangen. An den Austrittsstellen der dorsalen Wurzeln zeigt das Rückenmark schwach ausgesprochene Anschwellungen.

Die graue Substanz hat im Querschnitte die auf Taf. XX Fig. 41 dargestellte Form. Das Caput cornu anterioris ist verbreitert, die graue Substanz sendet nach allen Richtungen verästelte und netzartig angeordnete Fortsätze in die weiße Substanz aus. Diese Fortsätze anastomosiren verschiedenartig mit den Stützbalken, welche von der Oberfläche des Rückenmarks centralwärts konvergiren. Im lateralen Abschnitte des Vorderhornkopfes befinden sich große Nervenzellen, welche aber nicht auf allen Schnitten der Serie einen und denselben Charakter haben. Man kann erstens große Zellen unterscheiden. Eine derselben ist in Fig. 44 dargestellt. Diese Zellen sind so groß, dass ihr Körper fast die ganze seitliche Oberfläche des Vorderhornkopfes einnimmt. Diese Zellen senden Fortsätze aus, deren Zahl bis zu sieben steigen kann. Die Fortsätze sind hauptsächlich in die weiße Substanz derselben Seite gerichtet, wo sie in die netzartig angeordneten Fortsätze der grauen Substanz verlaufen. In den Querschnittsebenen des Ursprunges der vorderen Wurzel fand ich, dass ein, manchmal auch zwei Fortsätze solcher großen Zellen sich zu denjenigen Fasern gesellen, welche zur Austrittsstelle des Nerven sich richten. Es besteht für mich kein Zweifel, dass ein Theil der Fasern der vorderen Wurzeln aus solchen Fortsätzen der großen Zellen entstehen. Diese Fortsätze zeigen auf Schnitten keine Verschiedenheit von anders gerichteten Fortsätzen derselben Zelle. Fortsätze, welche durch die graue Substanz des Vorderhornes zum Hinterhorne gehen, habe ich nicht beobachtet. Manchmal verlaufen die Fortsätze medialwärts und durchkreuzen, wie es scheint, die Raphe, um in den ventralen Abschnitt der weißen Substanz der anderen Seite überzugehen. Solche große Zellen sind spärlich durch die Länge des Rückenmarks zerstreut. Ich fand vier bis fünf im Interneuralraume. Öfters trifft man Zellen mittlerer Größe, sie liegen etwa zu zweien im lateralen Abschnitte des Vorderhornkopfes. Das Verhalten der Fortsätze dieser Zellen ist ganz dasselbe als bei den vorerwähnten. In den Querschnittsebenen des Austritts der ventralen Wurzeln senden auch sie Fortsätze in der Richtung der austretenden Fasern. Diese Beobachtung ist öfters zu machen, denn der selteneren Vorkommnisse der großen Zellen wegen trifft man

eine große Zelle selten in der Querschnittsebene der austretenden Wurzel. Manchmal scheint es, dass die Fortsätze dieser mittleren Zellen zum Hinterhorne verlaufen. Diese Beobachtung ist jedoch im Rückenmarke unsicher. Durch entsprechende Lage im Vorderhorne, sowie durch das ähnliche Verhalten der Fortsätze dokumentieren sich die großen und mittleren Zellen als Elemente, welche derselben Kategorie der motorischen Zellen angehören.

Bei Vergleichung auf Pauspapier projicirter Kontourzeichnungen von Querschnitten aus verschiedenen Gegenden des Rückenmarkes findet man, dass die Oberfläche der grauen Substanz im Vorderhorne an den Austrittsstellen der Wurzeln um etwas größer ist (54), ohne dass dabei eine Vermehrung der motorischen Zellen bestehe. Auf schrägen, entsprechend der Richtung des Vorderhornes orientirten Längsschnitten, findet man eine alternirende Anordnung der Zellen, welche die Meinung veranlassen konnte, dass man mit einer ausgesprochenen segmentalen Anordnung der Elemente zu thun hätte. Auf solchen Schnitten findet man nämlich die großen Zellen isolirt. Die Abstände zwischen zwei benachbarten großen Zellen sind dabei gewöhnlich nicht von gleicher Länge. Zwischen diesen Zellen sind die mittleren sowie die später beschriebenen kleinen Elemente gruppirt. Die Zertheilung dieser mittleren und kleineren Elemente zeigt durchaus keine Regelmäßigkeit. Stellenweise liegen sie enger an einander, stellenweise zerstreuter. Dieser unregelmäßigen Anordnung wegen können diese Zellanhäufungen beim Sterlet nicht als Ausdruck eines segmentirten Zustandes der Ganglien des Rückenmarkes aufgefasst werden.

Das Vorderhorn enthält außer den beschriebenen noch kleine Zellen von Stern- oder Spindelform. Durch den blasenartigen Kern stark gefärbter Kernkörperchen und durch das blassrosa gefärbte Protoplasma (Pikrokarmine) sind diese Zellen als Nervenzellen charakterisirt (Fig. 44). Sie liegen in der Mitte des Vorderhornkopfes medial von den zuerst beschriebenen Zellen. Außer den Fortsätzen, welche die Zellen in die weiße Substanz senden, bestehen noch Fortsätze, welche im Cervix cornu anterioris verlaufen. Unter günstigen Umständen gelang es mir, solche Fortsätze bis zur Mitte des Cervix zu verfolgen. Das waren eben die Fortsätze der spindelförmigen Zellen. Der Medialabschnitt des Vorderhornkopfes, sowie des Cervix enthält noch eine Gruppe sehr kleiner Zellen, deren stark gefärbter ovaler Kern sowie deren minimale spindelförmig ausgezogene Protoplasmaschicht sie von echten Nervenzellen unterscheiden. In den peripherischen Schichten der weißen Substanz im

Inneren der radiären bindegewebigen Balken finde ich eben solche Zellen. Ich halte sie alle für Bindegewebs-Zellelemente, oder wenn man will »für nicht nervöse Zellen« (AHLBORN). Der Vorderhornkopf ist mit der Basis durch einen sehr dünnen Cervix verbunden. Das Grundgewebe des Cervix besteht aus sehr feinen Fasern, welche sich in der centralen feinkörnigen Masse des Vorderhornkopfes verlieren. Außer diesen feinen Fasern findet man auch dickere. Ein Theil dieser letzteren gehört unzweifelhaft den Fortsätzen der Epithelialgebilde des Canalis centralis an, welche unter der Bezeichnung »Stiftzellen« bekannt sind. Diese Fasern unterscheiden sich dadurch, dass sie blass gefärbt sind<sup>1</sup>. Noch andere stark gefärbte Fasern, welche man im Cervix beobachten kann, gehören, wie schon gesagt, den Fortsätzen der kleinen Zellen des Vorderhornes an. Die Basen der Vorderhörner sind nicht durch eine der Commissura anterior der Knochenfische und der höheren Wirbelthiere analoge Commissur verbunden.

Die Hinterhörner haben eine gemeinsame Basis, von welcher dorsal und etwas lateral divergirend drei bis vier feine Züge grauer Substanz in das Horn verlaufen. Die nähere Struktur dieser Züge ist recht schwer zu untersuchen. Man findet in ihnen kleine Zellelemente von bindegewebigem Charakter. Dieser Abschnitt entspricht dem Cervix cornu posterioris. Das Caput besitzt einen sehr charakteristischen Habitus, aber schwer verständliche Struktur. Es besteht aus feinkörniger und trüber, durch Pikrokarmine gelblich gefärbte Substanz. Stellenweise ist diese Substanz von längsverlaufenden feinen Markfasern durchsetzt. Bei starker Vergrößerung (HARTN. Im. 10) kann man feine Abgrenzungen erblicken, welche die Substanz des Hinterhornes in einige große Felder zertheilt. In einigen dieser Felder konnte ich die Kontouren eines blasigen runden Körpers unterscheiden. Der Körper ist blasser gefärbt als die umgebende Substanz. Ich vermute, dass diese eigenthümliche Substanz des Hinterhornes aus großen Zellen bestehe, deren Grenzen sehr undeutlich ausgesprochen sind. Das trübe und körnige Protoplasma umgibt einen großen blasigen Kern. Zerzupfung und Behandlung mit Osmium habe ich nicht vorgenommen und halte daher die vermuthete Zellenstruktur für unsicher.

<sup>1</sup> Auf die nähere Beschreibung dieser Epithelialgebilde, sowie auf alle Fragen der Detailhistologie kann ich nicht eingehen. Ich bemerke nur, dass diese Epithelialgebilde in ihrer Anordnung und Form gewisse Abweichungen von dem, was für Knochenfische bekannt ist, zeigen.



Das Feld weißer Substanz zwischen der medialen Seite des Hinterhornes und der Raphe posterior (Sulcus long. posterior) besteht aus markhaltigen Längsfasern mittleren Kalibers. Das Caput cornu posterioris ist auch von einer Schicht feiner Längsfasern bedeckt. Der Bindegewebsfortsatz, welcher sich in die Raphe posterior senkt, reicht bis zur gemeinsamen Basis der Hinterhörner. An gewissen Stellen sendet er eine feine Lamelle in die Substanz der Basis; stellenweise ist aber die ganze Raphe sehr undeutlich. Die Seitenstränge sind von den ventralen durch ein Feld, in welchem feine Längsfasern verlaufen, abgegrenzt. Überhaupt ist die Abgrenzung der Stränge der weißen Substanz beim Sterlet nur konventionell durch die Richtung der Hörner bestimmbar. Die ventralen Stränge können in zwei Abschnitte, welche ohne scharfe Grenze in einander übergehen, geteilt werden. Der Abschnitt zwischen Raphe und der medialen Oberfläche des Vorderhornes besteht aus sehr dicken Längsfasern, zwischen welchen die kolossale MAUTHNER'sche Faser verläuft (*Mf*). Der ventrale Abschnitt besteht im Allgemeinen aus Fasern gemischten Charakters, dickeren und feineren. Die Raphe reicht bis zum Epithel des Centralkanal. Ihr ventraler Abschnitt besteht aus einer dicken, kompakten bindegewebigen Scheidewand: der dorsale Abschnitt ist dagegen zerfasert und in Lamellen getrennt. In den Interstitien zwischen diesen bindegewebigen Fasern und Platten liegen längsverlaufende Markfasern (Fig. 44 *kr*). Verfolgt man den Verlauf dieser Fasern in einer kontinuierlichen Schnittserie, so findet man in den dorsalen Abschnitten der Raphe eine Kreuzung jener feinen Markfasern. Diese geschieht unter sehr spitzen Winkeln zur Längsachse des Rückenmarks. Vielleicht entspricht diese Kreuzung der »Commissura transversa« der Knochenfische. Sie ist bei den Haien nach STIEDA (58 pag. 439) nicht ausgesprochen, wohl aber bei Rochen. Auf der ganzen Oberfläche des Querschnittfeldes der weißen Substanz findet man sparsam zerstreute Nervenzellen. Einige solcher Zellen findet man gewöhnlich auf jedem Schnitte, die größten in den ventralen Strängen. Manchmal sieht man solche Elemente in der Nähe der Raphe.

Die ventrale Oberfläche des Rückenmarkes ist abgeflacht und rinnenförmig vertieft. An der Stelle, wo die seitliche Oberfläche des Rückenmarkes in die ventrale übergeht, besteht eine abgerundete Kante, von welcher die ventralen Wurzeln entspringen. Ein Querschnitt aus der Gegend der Austrittsstelle einer ventralen Wurzel zeigt, dass die Fasern der letzteren aus zwei verschiedenen Quellen

entspringen (Fig. 44). Demnach kann man eine laterale (*Rel*) und eine mediale (*Rem*) Gruppe von Fasern unterscheiden. Die lateralen Fasern sind von feinerem Kaliber; ehe sie zu der Austrittsstelle gelangen, laufen sie als Längsfasern eine große Strecke in der Dicke der ventralen Kante des Rückenmarkes. Auf schrägen Längsschnitten, welche der Austrittsfläche der Wurzeln entsprechend orientirt sind, findet man, dass diese Fasern von proximal sowie von distalwärts liegenden Theilen des Rückenmarkes zur Austrittsstelle der Wurzel sich sammeln. Von den proximalen Theilen des Rückenmarkes gelangen mehr Fasern zur Wurzel, als von den distalen. Die Fortsätze der großen und mittleren Zellen der Vorderhörner liegen in der Richtung der lateralen Fasern. Solche Fortsätze sind öfters und leichter proximalwärts als distalwärts vom Wurzelursprunge zu beobachten. Diese laterale Fasergruppe entspricht den von STIEDA als laterale Bündel bezeichneten Fasern der Knochenfische. Die medialen Fasern der Wurzeln sind viel dicker als die lateralen. Auf Querschnitten sieht man, dass diese ersten von der Austrittsstelle der Wurzel der Basis des Rückenmarks entlang medialwärts verlaufen. Unweit von der Raphe biegen sie sich dorsal um und gelangen, schräg dorsal-proximal verlaufend, zur medialen Oberfläche des Cervix cornu posterioris. Die meisten verlaufen eine Strecke weit als Längsfasern dorsal von den MAUTHNER'schen Fasern. Ein Theil dieser Fasern ist auf eine ziemlich lange Strecke proximalwärts zu verfolgen. Sie gelangen früher oder später in die graue Substanz des Cervix cornu anterioris, wo sie nicht weiter zu verfolgen sind. Ein kleinerer Theil verschwindet sofort in der grauen Substanz des Cervix in der Austrittsebene der vorderen Wurzel. Auf glücklich orientirten Längsschnitten (Taf. XVIII Fig. 16) findet man, dass die medialen Fasern der Vorderwurzeln aus mehreren Systemen sich zusammensetzen. In absteigender Richtung (von den proximalen Abschnitten des Rückenmarks) sammeln sich sehr dicke Fasern ( $\alpha$ ), distalwärts sieht man absteigende feinere Fasern ( $\beta$ ). Diese Fasern ( $\beta$ ) verlaufen direkt ventralwärts. Distal endlich sieht man das System  $\delta$ , feine Fasern, welche in aufsteigender Richtung zur Austrittsstelle der Wurzel gelangen. Offenbar entspricht die mediale Fasergruppe des Sterlets den von STIEDA beschriebenen centralen Bündeln der Knochenfische (62 pag. 18, 63 pag. 18). Bei *Protopterus* sind von FULLIQUET (61 pag. 43, 62) ähnliche Fasern gefunden worden.

Die dorsalen Wurzeln bestehen aus feinen Fasern. Viele sind gewiss als marklos zu betrachten. Auf Querschnitten sieht man,

dass die dorsale Wurzel ihre Fasern aus drei verschiedenen Quellen bekommt. Ein Theil der Fasern sammelt sich aus den hinteren Strängen; diese Fasern umkreisen dorsal das *Caput cornu posterioris*. Ein anderer Theil ist bis zur Substanz des *Caput* zu verfolgen. Der dritte Theil der Fasern ist auf der lateralen Fläche des Hinterhornes eine Strecke weit zu verfolgen. Auf Längsschnitten, welche entsprechend der Richtung der austretenden Wurzeln orientirt sind, findet man, dass die Fasern, welche aus den hinteren Strängen sich sammeln, meistens aus den proximalen Abschnitten des Rückenmarks zur Wurzel gelangen. Ein kleiner Theil sammelt sich aus den distalen Abschnitten.

Aus diesem unvollständigen Berichte über die Struktur des Rückenmarks beim Sterlet sind folgende Thatsachen hervorzuheben. Die dorsalen wie die ventralen Wurzeln sammeln ihre Fasern aus einem großen Rayon des Centralorgans. Dasselbe Verhalten der Wurzelfasern ist nach STIEDA (58) stark an den hinteren Wurzeln sowie nach VIAULT an den vorderen Wurzeln der Selachier ausgesprochen. Bezüglich der ventralen Wurzeln ist für die Struktur der *Medulla oblongata* die Thatsache wesentlich, dass die ventralen Wurzeln aus medialen und lateralen Fasern sich zusammensetzen. Die centralen Verbindungen der Fasern, welche die Wurzeln zusammensetzen, sind für mich unklar geblieben. Man kann aber mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass ein Theil der Fasern der ventralen Wurzeln mit den großen und mittleren motorischen Zellen in direkter Verbindung steht. Im Allgemeinen ist das Studium der Struktur des Rückenmarks mit bedeutend größeren Schwierigkeiten verbunden, als das Studium eines Theiles der *Oblongata*. Die Ursache davon liegt in der Einförmigkeit der strukturellen Elemente — in einer minder ausgeprägten Individualisirung der Theile.

In der Gegend zwischen den Austrittsstellen der ventralen Wurzel des *N. spinalis I* und der hinteren Ecke des *Ventriculus IV* (*Calamus scriptorius*) findet der allmähliche Übergang der Struktur des Rückenmarks in die Struktur der distalen Abschnitte der *Oblongata* statt. Schon in den Querschnittsebenen, welche proximal von der Austrittsstelle des *N. spinalis I* liegen, ändert die ventrale Oberfläche des Rückenmarks ihre Form. Das Rückenmark wird cylindrisch, der *Cervix cornu anterioris* breiter; es ist möglich, einige Verhältnisse der Struktur genauer zu notiren (Taf. XX Fig. 43). Die medialen bindegewebigen Zellen des Vorderhornes sind spärlicher zerstreut. Zwischen diesen Zellen sieht man Fasern, welche zur Basis des



Hinterhorns verlaufen. Es besteht kein Zweifel, dass ein Theil dieser Fasern Fortsätze der mittleren Nervenzellen der Vorderhörner sind. Ein anderer Theil der Fasern gehört wie im distalen Rückenmarke den kleinen Zellen an. In glücklichen Fällen konnte ich diese Fasern bis zur Basis des Hinterhorns verfolgen. Es sind öfters Fortsätze der motorischen Zellen der Vorderhörner bis zur Raphe zu verfolgen. Im lateralen Abschnitte des Cervix erscheinen spindelförmige Zellen, mit gewöhnlich zwei durch ihre Größe auffallenden Fortsätzen. Der eine verläuft zum *Caput cornu anterioris*, der andere zur Basis des Hinterhorns (Fig. 43). Die complicirten Verbindungen der Hinter- und Vorderhörner drücken sich in diesen Verhältnissen aus. Stellenweise findet man unmittelbar ventral vom Epithelium des *Canalis centralis* eine Kreuzung von Fasern, welche aus dem *Cervix cornu anterioris* kommen. Diese Kreuzung ist in der betreffenden Strecke der *Oblongata* schwach entwickelt. Der Endverlauf der durchkreuzten Fasern ist wegen der starken Anhäufung divergirender Stützfaseru der Raphe schwer zu verfolgen. Die graue Substanz der Hinterhörner ist verbreitert. Ihre Struktur ist dieselbe wie im Rückenmarke. Der Cervix ist dicker und besteht aus kompakter grauer Substanz; in der Basis, sowie im Cervix erscheinen Nervenzellen. Die Verhältnisse der Fasern der ventralen und dorsalen Wurzeln dieser Gegend sind dieselben wie in distalen Abschnitten des Rückenmarks. Der mediale Abschnitt der ventralen Wurzeln ist leichter zu verfolgen. Einige Fasern gelangen in den *Cervix cornu anterioris* und wenden sich sofort in der Richtung der motorischen Zellen. Ich fand oft, dass auf dem Wege dieser Fasern, welcher die weiße Substanz durchzieht, einige Nervenzellen eingebettet lagen. Die Fortsätze dieser Zellen sind dem Verlaufe der Fasern entsprechend gerichtet. Die dorsale Wurzel des *N. spinalis I* und die ventrale des *Spinalis II* entspringen in derselben Querschnittsebene. Weit proximal entspringt die ventrale Wurzel des *N. spinalis I*. Sie ist aus denselben Komponenten wie jede ventrale Wurzel gebildet, nur ist zu bemerken, dass sie weit mehr mediale als laterale Fasern bekommt, während die distalen ventralen Wurzeln mehr laterale als mediale Fasern haben. In der Querschnittsebene des *Spinalis I rad. ventr.* fängt die Umänderung der Form des *Canalis centralis* an, welche proximal zur Bildung der Rautengrube führt. Die Raphe posterior dringt bis zum Epithel des *Canalis centralis*. Der Canal selbst erscheint in dorso-ventraler Richtung verbreitert. Seine seitlichen Theile bilden zwei gegen die graue Substanz des Vorderhornes gerichtete Rinnen (Fig.).

Proximal setzen sich diese Rinnen am Boden des Ventrikels bis zu der Gegend fort, wo die Fasern des N. trigeminus I austreten (Taf. XX Fig. 52 *Fr*). Ich bezeichne diese Rinnen als Vorderhornrinnen.

In der Strecke der Oblongata, welche zwischen der ventralen Wurzel des Spinalis I und dem Calamus scriptorius liegt, findet der Austritt von zwei der ventralen oben besprochenen Nerven statt. Der dritte vorderste Nerv entspringt in der Querschnittsebene des Austritts den distalen Faserbündeln des N. vagus. Diese drei Nerven werden ausschließlich aus Fasern gebildet, welche in allen ihren Verhältnissen den medialen Fasern der ventralen Wurzeln des Rückenmarkes gleich zu setzen sind. Laterale Fasern bekommen diese Nerven nicht. Daraus ergibt sich, dass diese Nerven, welche auch keine entsprechenden dorsalen Wurzeln haben, noch einen Theil der den ventralen Wurzeln zukommenden Fasern eingeblüßt haben. Der Spinalis I r. v. zeigt auch eine bedeutend verminderte Zahl der lateralen Fasern.

In der Nähe des Calamus scriptorius findet man eine allmähliche Vermehrung der Nervenzellen an den Stellen der grauen Substanz, welche die Basis der Vorderhörner mit jenen der Hinterhörner verbindet. Die graue Substanz der Hinterhörner wird immer breiter. In den dorsalen Abschnitten der Seitenstränge werden die Fasern feiner; ein beträchtliches Kontingent derselben ist marklos (Fig. 43). In den ventralen und den seitlichen Strängen der weißen Substanz erscheinen Bogenfasern (Fig. 45 *bf*). Sie bilden zwei Systeme, welche sich in der Raphe kreuzen. Das eine System verläuft in den peripherischen Schichten der Oblongata und kreuzt sich mit den von der anderen Seite kommenden Fasern in dem ventralen Abschnitte der Raphe. Das andere System bildet eine Kreuzung in den dorsalen Abschnitten der Raphe. Viele der Bogenfasern kommen aus dem ventralen Abschnitte des Vorderhornkopfes: sie durchziehen die Raphe und wenden sich in den dorsalen Abschnitt der Seitenstränge, wo sie verschwinden. Dieses ergibt sich mehr durch die Untersuchung ganzer Bündel, als einzelner Fasern.

Hinteres Längsbündel (*HI*). Die Beschreibung des hinteren Längsbündels und der grauen Substanz des Vorderhornes will ich in der ganzen Länge ihres Verlaufes vorführen. In der Querschnittsebene des Calamus scriptorius überzieht die weiße Substanz die ventrolateralen Abschnitte der Oblongata mit einer ununterbrochenen dicken Schicht. Die Richtung des Vorderhornes erlaubt konventionell einen medialen Abschnitt, welcher die Fortsetzung der

vorderen Stränge des Rückenmarks bildet, von einem lateralen zu unterscheiden. Im Allgemeinen besteht der laterale Strang aus feineren, der mediale aus dickeren Fasern. In den ventralen Abschnitten der vorderen Stränge verlaufen zu beiden Seiten der Raphe eine Gruppe feinerer Längsfasern (Taf XX Fig. 45 *rf*). Ein Theil dieser Fasern kreuzt sich unter spitzem Winkel, wie oben gesagt, in der Raphe. In proximalen Ebenen wächst die Zahl dieser Fasern und sie werden allmählich ventralwärts gedrängt. Sie gruppieren sich zu beiden Seiten der Raphe in Form eines dreikantigen Bündels, dessen Querschnittsoberfläche proximal wächst (Fig. 46, 48 *rf*). Dabei steigt die Anzahl der netzförmigen Fortsätze, welche die graue Substanz des Vorderhorns entsendet. In den meisten dieser Fortsätze verlaufen Bogenfasern, welche von der grauen Substanz der Vorderhörner zur Raphe verlaufen. Ehe diese Bogenfasern die Raphe erreichen, durchziehen sie die soeben beschriebenen Längsbündel. Ich konnte aber nicht entscheiden, ob die Vergrößerung der Querschnittsoberfläche dieser Bündel in irgend welchem Zusammenhange mit dem Zufluss von Bogenfasern stehe oder nicht. Durch den Verlauf der Bogenfasern, sowie durch die Verbreiterung der ventralen Bündel wird allmählich eine ventrale Abgrenzung der dicken Längsfasern des Vorderstranges gebildet. So entsteht das hintere Längsbündel (*Hl*).

In der Nähe der Austrittsstelle des Vagus (Fig. 45 *Vgc*, *Vgd*) bilden die hinteren Längsbündel allmählich einen Vorsprung in die Höhle des Ventrikels. Dieser Vorsprung entsteht nicht bloß durch eine Vergrößerung der Oberfläche des Querschnitts der beiden Bündel, sondern auch durch eine allmähliche Vertiefung der Vorderhornrinnen (*Vr*). Die graue Substanz der Vorderhörner verschwindet allmählich von der medialen Wand der Rinne. Das Epithel des Ventrikels legt sich unmittelbar an die seitliche Oberfläche der Längsbündel. In dieser Gestalt verlaufen die hinteren Längsbündel durch die ganze Länge des vierten Ventrikels bis zur Austrittsstelle des Trigemini I (Taf. XX Fig. 52). Ungefähr bis zu dieser Stelle kann man auch die Rinne des Vorderhornes verfolgen. Auf dieser Strecke findet man mitunter, dass die motorischen Zellen des Vorderhornes ihre Fortsätze gegen das hintere Längsbündel senden. Einige dieser Fortsätze reichen bis zur Raphe, manchmal aber scheinen sie die Richtung der Fasern der Bündel anzunehmen. Vielleicht gehen diese Fortsätze in die Fasern der Längsbündel über. In den dorsalen Theilen der Raphe kann man mitunter eine Kreu-



zung von mittleren und feinen Fasern der Bündel beobachten. Diese Kreuzung geschieht unter einem spitzen Winkel zur Längsachse der Oblongata. Sehr selten habe ich in distalen Querschnittsebenen eine Kreuzung von dicken Fasern, welche das Hauptkontingent der Bündel bilden, beobachtet.

Proximal von der Austrittsstelle der N. lineae lateralis gesellt sich zu den Bündeln ein anderes Längsfasersystem (Taf. XX Fig. 49 *Fre*). Die Fasern desselben kommen aus der grauen Substanz des Vorderhornes, sowie aus den ventral liegenden Theilen der weißen Substanz (Taf. XXII Fig. 81 *Fre*). Diese Fasern umkreisen den Boden der Vorderhornrinne und steigen, der seitlichen Oberfläche der hinteren Längsbündel folgend, in die dorsalen Abschnitte dieser letzteren, wo sie einen runden Strang bilden. Es sind, wie wir gleich sehen werden, die Fasern der ventralen Wurzel des Facialis. Mitunter findet man, dass die Fortsätze der motorischen Zellen bis zu den Fasern des Facialis zu verfolgen sind (Fig. 81). Ein kleiner Theil der Fasern kommt, wie gesagt, aus den ventralen Abschnitten der weißen Substanz. In den betreffenden Querschnittsebenen der Oblongata enthält die weiße Substanz viele zerstreute große Ganglienzellen. Ob diese Zellen als Ursprungsstätten eines Theiles der Fasern des Facialis aufzufassen sind, konnte ich nicht sicher entscheiden. Einige Fortsätze wenden sich in der Richtung der Fasern. Alle diese Verhältnisse sind in Fig. 81 dargestellt.

Die Fasern der ventralen Wurzel des Facialis sind etwas feiner als die der hinteren Längsbündel und sind daher sehr leicht in proximaler Richtung zu verfolgen. In der Nähe der Austrittsstelle concentrirt sich der Faserzug in einen kompakten runden Strang, welcher einen Vorsprung auf der dorsolateralen Oberfläche der hinteren Längsbündel bildet. Der Strang biegt lateral unter rechtem Winkel um und durchzieht, bogenförmig und ventralwärts verlaufend, den proximalen Theil der austretenden Acusticusfasern (Taf. XX Fig. 50 *Fre*). Vor der Austrittsstelle dieses letzteren Nerven tritt die Wurzel aus und legt sich eng ventral an die dickere dorsale Wurzel des Facialis an (*Frd*). Ein Theil der queren Bahn der ventralen Wurzel bildet die makroskopisch wahrnehmbaren Abzweigungen der hinteren Längsbündel, welche ich im anatomischen Abschnitte besprochen habe.

Die MAUTHNER'schen Fasern zeigen in distalen Abschnitten der Oblongata dasselbe Verhalten wie im Rückenmarke. Sie verlaufen der medialen Oberfläche des Vorderhornkopfes entlang, proximalwärts steigen sie zur medialen Oberfläche des Cervix cornu ante-

rioris. Von den anderen Fasern der hinteren Längsbündel unterscheiden sie sich durch die Dicke ihrer geschichteten Markscheide, sowie ihres Achseneylinders. An einigen Gehirnen fand ich die linke MAUTHNER'sche Faser in der Gegend der Lohi vagi dicker, welches Verhalten unkonstant ist. Auf glücklich orientirten Längsschnitten kann man die Faser auf einer langen Strecke in intaktem Zustande beobachten. Auf solchen Präparaten fand ich sehr feine Fäserchen von der Oberfläche des Achseneylinders sich abspalten. Diese Fäserchen sind sowohl proximal als auch distal gerichtet. Sie färben sich durch Karmin, haben kein gleichmäßiges Kaliber und sind nicht streng cylindrisch, stellenweise handförmig abgeflacht. Ich habe niemals beobachtet, dass sie in echte Nervenfasern sich umwandeln. In sehr seltenen Fällen konnte ich sie aus der Markhülle austreten sehen. In der Austrittsgegend des Vagus und Glossopharyngeus steigen die MAUTHNER'schen Fasern dorsal (Fig. 46). Sie verlaufen in den dorsolateralen Abschnitten der hinteren Längsbündel, gelangen allmählich an die mediale Seite, wo sie zu beiden Seiten der Raphe eine Strecke weit verlaufen. In der Querschnittsebene des Austrittes des Acusticus findet eine Kreuzung der MAUTHNER'schen Fasern statt. Nach der Kreuzung verlaufen sie bogenförmig zum Unterhorne, wo sie in sehr großen Nervenzellen enden. Beim Sterlet fehlt das merkwürdige, von MAYSER beschriebene Gebilde, welches die terminalen Zellen der MAUTHNER'schen Fasern bei Cyprinoiden umgiebt. Die Fortsätze der terminalen Zellen sind in die ventralen und lateralen Theile der weißen Substanz gerichtet. Ein sehr dicker Fortsatz steigt konstant in dorsaler Richtung empor. Ich konnte den Fortsatz bis zu den austretenden Bündeln des Acusticus verfolgen und neige mich zur Ansicht, dass der betreffende Fortsatz eine Faser des Acusticus liefert. Für diese Auffassung glaube ich eine Stütze in einer interessanten Angabe von FULLIQUET zu finden. Bei *Protopterus* ist nämlich eine ganze Wurzel des Acusticus durch die MAUTHNER'sche Faser gebildet (61 pag. 82). In der Gegend des Acusticusaustritts geschieht eine Kreuzung von vielen dicken Fasern des hinteren Längsbündels. Ein Theil dieser Fasern kreuzt sich wie in den distalen Abschnitten der *Oblongata* unter sehr spitzen Winkeln zur Längsachse, ein anderer Theil aber verläuft fast senkrecht wie die MAUTHNER'schen Fasern zur Raphe. Die Kreuzung ist daher leicht zu beobachten. Nach der Kreuzung verlaufen einige Fasern zur grauen Substanz des Vorderhornes und für einige derselben konnte ich sicher eine Verbindung mit großen

Zellen des Vorderhornes konstatiren. Einige solcher Zellen senden, wie die terminalen Zellen der MAUTHNER'schen Fasern, Fortsätze in der Richtung der austretenden Acusticusfasern aus. Diese letzteren Bahnen der hinteren Längsbündel sind wahrscheinlich als den medialen von AHLBORN beschriebenen (47 pag. 263) durchkreuzten MÜLLER'schen Fasern der Petromyzonten entsprechend zu betrachten. Sie zeigen im Wesentlichen gleiche Verhältnisse. Die größte Zahl der durchkreuzten Fasern geht nicht in eine solche Verbindung mit Nervenzellen über, sondern durchzieht die graue Substanz des Vorderhornes. Diese Fasern wenden sich dorsalwärts und laufen durch eine Gruppe von Nervenzellen (Fig. 50 *Az*), welche in der Gegend des austretenden Acusticus vorhanden ist. Sie bilden schließlich einen der wichtigen Komponenten der Acusticusfasern. Ein kleiner Theil dieser Fasern läuft in die dorsalen Abschnitte der Oblongata. Über diese letzteren werde ich später berichten.

Proximalwärts von der Austrittsstelle des Acusticus und des Facialis ist die Querschnittsfläche der hinteren Längsbündel durch Faserverlust sehr vermindert. Eine Kreuzung der Fasern sowie eine Verschmälerung der Bündel ist bis zu der Austrittsstelle des Trigeminus I zu beobachten. Hier angelangt, beginnen die Bündel etwas lateral zu divergiren. Zwischen den Bündeln entsteht eine rinnenförmige Vertiefung, welche sich ununterbrochen bis zum Mittelhirne fortsetzt (Taf. XX Fig. 54). Die Kreuzung der Fasern findet ventralwärts von dieser Rinne statt. Etwas proximal von der Austrittsstelle des Trigeminus I ist keine Kreuzung der Fasern mehr zu beobachten. Die Bündel sind sehr verschmälert, verlaufen ventral von einem gangliösen Kern, welchen ich für den Trochleariskern anzunehmen geneigt bin. Zu der Strecke der hinteren Längsbündel, welche zwischen diesem Kern und den Oculomotoriuskernen liegt, gesellen sich einige lateralwärts von diesen verlaufende Längssysteme (Taf. XX Fig. 56 *lt*). Ein Theil der Fasern dieser Systeme kommt aus der Valvula Cerebelli. Alle Fasern der Längsbündel werden feiner und zerstreuen sich allmählich in dorsoventraler Richtung. In der Gegend des Oculomotoriuskernes sind die dorsalen Fasern in zerstreute Bündel gruppiert (Fig. 58). Verbindungen zwischen den Zellen des Kernes *ok* und diesen Fasern habe ich nicht beobachtet. Proximal vom Oculomotoriuskerne befinden sich große zerstreute Ganglienzellen, mit welchen ich eine Verbindung eines Theiles der Fasern der Bündel sicher konstatiren kann. Proximal von dieser Zellengruppe ist die Zahl der Fasern sehr vermindert. Auf Sagittalschnitten sind die



Verhältnisse der Bündel im Mittelhirn leichter zu untersuchen. Man sieht an solchen, dass ein Theil der Fasern zur Basis des Mittelhirnes verläuft, wo sie verschwinden, ehe sie die Wand des Lobus infundibuli erreichen. Ein anderer Theil endigt, wie gesagt, in der Gruppe der proximal vom Oculomotoriuskerne liegenden Ganglienzellen. Schließlich wendet sich eine Anzahl von Fasern dorsalwärts und setzt sich in den vorderen Abschnitt des Tectum opticum fort, wo sie in der mittleren Schicht desselben verschwindet.

Der Seitenstrang der weißen Substanz besteht im Allgemeinen aus feineren Fasern, welche in proximalen Ebenen immer feiner werden: viele von diesen sind gewiss marklos und bilden vereinzelte, durch netzförmige Fortsätze der grauen Substanz von einander getrennte Gruppen. Die Querschnittsoberfläche der Seitenstränge wächst in proximaler Richtung. Der Zufluss neuer Fasern, welcher diese Oberflächenvergrößerung verursacht, kommt aus zwei Quellen: aus der grauen Substanz der Vorderhörner und hauptsächlich aus derjenigen Gegend dieser grauen Substanz, welche die Basis der Vorder- und Hinterhörner vereinigt: außerdem bildet sich wahrscheinlich ein Theil der Fasern durch direkte Umwandlung der Bogenfasern in die Längssysteme. Ein Theil der Bogenfaserbündel nämlich, welche aus der Raphe kommen und dorsalwärts steigen, verschwindet auf Querschnitten plötzlich, nachdem er eine gewisse Höhe in den Seitensträngen erreicht hat. Ein anderer Theil der Bogenfasern gelangt, wie wir später sehen werden, bis zu den dorsalen Abschnitten der Oblongata. An verschiedenen Stellen der weißen Substanz sind zerstreute Ganglienzellen zu finden. Sie liegen hauptsächlich in den Bahnen der Bogenfasern und haben hier eine Spindelform. In ventralen Abschnitten zu beiden Seiten der Raphe liegen kleine Zellenanhäufungen (Fig. 46, 48 Uo). Diese Zellen finden sich schon in distal vom Vagusursprunge liegenden Ebenen. Sie reichen proximal nicht weiter als die Austrittsebenen des Glossopharyngeus und entsprechen wahrscheinlich den gangliösen Gebilden, welche bei Selachiern und Knochenfischen unter dem Namen Oliven bekannt sind. Indem ich MAYSER (55) folge, werde ich diese Gebilde als untere Oliven bezeichnen. Ihre Verhältnisse zu Bogenfasersystemen werde ich später erörtern; hier genügt zu sagen, dass ein Theil der peripherischen Bogenfasern mit den Zellen der Oliven in direkter Verbindung steht. Diese zu den Olivenzellen verlaufenden Bogenfasern kommen von den dorsalen Längsfasersystemen der Oblongata und durchkreuzen die Raphe ehe sie zu den Zellen der Oliven gelangen.

Wie oben bemerkt, zeigt die graue Substanz des Vorderhornes wesentlich dieselben Verhältnisse wie im Rückenmark fast durch die ganze Länge des Ventriculus IV. Der einzige Unterschied ist, dass sie in der Oblongata stärker entwickelt ist und dass in ihre Basis die Vorderhornrinne sich einsenkt. In der Übergangsstrecke zwischen Rückenmark und Oblongata erscheinen allmählich Gruppen von kleinen Nervenzellen in denjenigen Stellen der grauen Substanz, welche die Basen des Vorder- und Hinterhornes verbinden. Ich werde diese Zellen als Zwischenzellen bezeichnen (Fig. 45 Zz). Dabei muss ich bemerken, dass diese Gebilde durchaus nicht zum Hinterhorn zu rechnen sind. Die Struktur der grauen Substanz des Hinterhornes ist so charakteristisch, dass sie sich proximal mit Leichtigkeit weit verfolgen lässt. Die Zwischenzellen erscheinen ventral vom Hinterhorne und können eher zum Vorderhorne gerechnet werden. Wenn man ihr allmähliches Erscheinen auf distalen Querschnittsebenen beobachtet, findet man, dass sie zuerst in dem Cervix cornu anterioris erscheinen. Proximalwärts wird ihre Zahl größer und allmählich nehmen sie die Stellung an, welche auf Fig. 48, 46 Zz dargestellt ist. Durch die ganze Strecke, welche dem Austritte des Vagus und Glossopharyngeus entspricht, zeigt das Vorderhorn dieselben Verhältnisse, wie in distalen Abschnitten. In der Austrittsebene des N. l. lateralis werden die motorischen Zellen seltener (Fig. 47). Die Gruppe der Zwischenzellen wird ärmer. Zwischen der Austrittsstelle des N. l. lateralis und Acusticus ist eine Strecke, wo weder motorische noch Zwischenzellen zu finden sind. Diese Strecke liegt etwas distal von jener Gegend, in welcher die Fasern der hinteren Längsbündel in großen Massen sich kreuzen. Etwas proximal erscheinen die großen Zellen, mit welchen die durchkreuzten Fasern der hinteren Längsbündel sich verbinden. In der Nähe der Austrittsstelle des Trigeminus I erscheinen wieder in der grauen Substanz der Vorderhörner große motorische Zellen, sowie die Zwischenzellen (Fig. 52 Zz). In der Gegend dieses Nerven wird die Vorderhornrinne immer seichter; man kann jedoch ihre Fortsetzung sowie einen Rest der Vorderhornsubstanz bis zu derjenigen Stelle verfolgen, wo der von mir vermuthete Trochleariskern liegt.

Nervus vagus. In der Gegend des Calamus scriptorius ist, wie gesagt, die graue Substanz des Hinterhornes breiter entfaltet. Sie hat dieselbe Struktur wie im Rückenmark. Medial vom Hinterhorne erscheint allmählich eine neue Lage von grauer Substanz. Sie besteht aus feinkörnigem Grundgewebe, in welchem viele kleine

Nervenzellen eingebettet liegen Fig. 45 *Ie*). Zwischen diesen Zellen verlaufen die feinsten Fasern in verschiedenen Richtungen. In proximalen Abschnitten wächst die Querschnittsoberfläche dieser Substanz. Sie verbreitert sich in dorsaler Richtung und verdrängt lateral den Hinterhornkopf. In proximalen Ebenen bildet diese graue Substanzlage einen Vorsprung im Ventriculus IV. Es ist das der Lobus vagi. Das charakteristische Gewebe des Hinterhornkopfes verschwindet allmählich, je mehr das Gewebe des Lobus an Mächtigkeit gewinnt. Die Substanz des Hinterhornes ist bis zur Austrittsstelle der distalen Vagusfasern zu verfolgen. In den Ebenen der Austrittsstelle des Vagus erreichen die Lobi ihre stärkste Entfaltung. Man kann im Lobus zwei Abschnitte unterscheiden, welche freilich ohne scharfe Grenzen in einander übergehen. Der dorsale Abschnitt enthält mehr Zellelemente und ein mehr lockeres Grundgewebe als der ventrale. Die Fasern des austretenden Vagus bestehen aus zwei Systemen: aus einem feinfaserigen dorsalen (*Vgd*) und einem dickfaserigen ventralen (*Vgv*). Die ersten Fasern kommen aus dem dorsalen sowie ventralen Abschnitte des Lobus vagus. Diejenigen Fasern, welche aus den dorsalen Abschnitten kommen, färben sich intensiver und verlaufen in mehr kompakten Bündeln. In der Substanz der Oblongata vereinigen sich diese Fasern mit den aus dem ventralen Abschnitte des Lobus kommenden Bündeln in einen feinfaserigen Strang (*Vgd*). In der Substanz der Lobi sind die Ursprungsstätten dieser Fasern nicht zu finden, alle verlieren sich im Fasergewirre des Grundgewebes. Das zweite, dickfaserige System des Vagus (*Vgv*) kommt aus der grauen Substanz des Vorderhornes. Die Fortsätze der motorischen Zellen des Vorderhornes sind bis zu den Bündeln dieser Fasern sicher zu verfolgen. Sie verlaufen der lateralen Seite der grauen Substanz entlang und steigen in dorsaler Richtung. In der Nähe der Zwischenzellen (*Zz*) vorübergehend, bekommen sie einen Zufluss von Fasern von diesen Zellen. Zur Basis der Lobi vagi angelangt, wendet sich das ventrale System lateralwärts, durchzieht den lateralen Strang und tritt aus der Oblongata aus. Der Austritt der dorsalen und ventralen Fasersysteme des Vagusstammes zeigt in verschiedenen Querschnittsebenen gewisse Eigentümlichkeiten. Das dorsale sowie das ventrale System bildet serial angeordnete Bündel, deren Zahl beträchtlich variiert. Auf Horizontalserien fand ich manchmal fünfzehn Bündel (ventrales System). Auf Taf. XVIII Fig. 18 *Vgd* sind zwölf dargestellt. Viele Bündel zeigen Spuren einer Verschmelzung aus zweien. Auf schief zur Horizontalebene



gerichteten Schnitten kann man eine Reihe von Anschwellungen der grauen Substanz des Lobus sehen. Die Zahl dieser Anschwellungen entspricht der Zahl der austretenden Faserbündel. Der makroskopische Ausdruck eines Theiles dieser Anschwellungen der grauen Substanz bildet die bekannten Anschwellungen der Lobi vagi. Nur sind diese letzteren in kleinerer Anzahl vorhanden, weil die distalen und proximalen schwächer entwickelt sind.

Das distale Bündel des Vagusstammes besteht nur aus den dickfaserigen ventralen Komponenten. Es verläuft eine kurze Strecke in aufsteigender Richtung, ehe es seine Austrittsstelle erreicht. Das proximale Bündel besteht nur aus den feinfaserigen dorsalen Komponenten. Das ventrale System tritt also etwas distalwärts von dem dorsalen aus der Oblongata aus. Das dorsale setzt sich eine kurze Strecke weit proximal von der Austrittsstelle der letzten dickfaserigen Bündel fort. Die Bündel des dorsalen Systems verbinden sich gleich nach dem Austritt mit dem ventralen Bündel in vereinzelte Stämme; dieses ist aber nicht allgemeine Regel. Nicht alle dorsalen Bündel verlaufen beim Austritt in denselben Querschnittsebenen mit den entsprechenden ventralen. Daher treffen mehrere ventrale Bündel erst eine kurze Strecke distal vom Austritt aus der Oblongata die entsprechenden dorsalen Bündel. In diesem Verhalten liegt die Ursache, dass die Vagusbündel in zwei makroskopisch konstatirbaren Schichten über einander gelagert sind. Es ist als Regel zu betrachten, dass die feinfaserigen Bündel in den dorsalen, die dickfaserigen in den ventralen Abschnitten der austretenden Stämme liegen. Auch ist zu bemerken, dass die Zahl der dorsalen Fasern bei Weitem die Zahl der dicken ventralen übertrifft. Erst nach einem längeren Verlauf bilden die einzelnen Stämme durch Konkrescenz den eigentlichen Vagusstamm, wie es schon oben erörtert wurde.

Es bestehen also beim Sterlet dieselben Bestandtheile des Vagusstammes, welche ROUON (39) für Selachier nachgewiesen hat. Die Deutung der Verhältnisse kann auch keine andere als die sein, welche ROUON vorgeschlagen hat. Der Vagusstamm ist nicht bloß einem Komplex von dorsalen Wurzeln spinalartiger Nerven gleichzustellen, wie das GEGENBAUR meinte, sondern einem Komplex von Nerven, welche dorsale sowie ventrale Wurzelemente enthalten.

Proximal von der Austrittsstelle des Vagus behalten die Lobi vagi ihre Struktur und setzen sich nach vorn fort. Etwas distal von der Austrittsstelle des Glossopharyngeus entspringt aus der grauen Substanz des Vorderhornes ein dickfaseriges Bündel, welches ganz

ähnliche Verhältnisse wie die ventralen Bündel des Vagus aufweist. Diese Fasern treten in den distalen Querschnittsebenen des Austritts des Nerven aus der Oblongata aus [Fig. 48 *Gpr*]. Es gesellt sich zu diesen ein Faserbündel, welches aus dem Lobus vagi entspringt [*Gpd*]. Es besteht also in der Art und Weise der Entstehung und Verbindung der Glossopharyngeusfasern und des Vagus kein Unterschied. Auf horizontalen und sagittalen Schnittserien sieht man den Nerv aus mehreren serial angeordneten Bündeln gebildet: die Zahl der Bündel variiert. Meistens fand ich deren vier. Die dorsalen und ventralen Komponenten der proximalen Bündel verbinden sich, ehe sie aus der Oblongata austreten. Beim Glossopharyngeus ist eine größere Anzahl von dorsalen als ventralen Fasern in Vergleichung mit dem Vagus zu konstatiren. Die ausgetretenen Bündel vereinigen sich sofort in einen einzigen Stamm.

Schon in den proximalen Querschnittsebenen des Glossopharyngeusaustritts bemerkt man eine eigenthümliche Umänderung der Struktur der Lobi vagi. Es treten zerstreute Gruppen von Längsfasern im Centrum des Lobus auf: die Zahl dieser Gruppen wächst in proximalen Ebenen immer mehr. Die graue Substanz vermindert sich dagegen beträchtlich (Fig. 47, 49 *Lr*). Der Lobus wird dabei dünner, wie es schon bei der makroskopischen Beschreibung erwähnt worden ist. Proximal von der Austrittsstelle des N. l. lateralis besteht der größte Theil des Lobus aus längsverlaufenden, markhaltigen, feinen Fasern. In denselben Querschnittsebenen bilden sich, wie schon oben erörtert, die Fasern der ventralen Wurzel des Facialis und verlaufen mit dem Fasersystem des hinteren Längsbündels proximalwärts. Das eben beschriebene in der Substanz der Lobi vagi gebildete Längsfasersystem bildet die dorsale Wurzel des Facialis.

Auf Querschnittsserien, sowie auf longitudinalen, ist zu konstatiren, dass die Fasern der dorsalen Facialiswurzel aus folgenden Quellen sich sammeln. Der größte Theil bildet sich aus der grauen Substanz der Lobi vagi (Längsserien, Taf. XVIII Fig. 15 *Frd*). Ein anderer Theil wird geliefert durch die medialen Systeme der Bogenfasern (Taf. XX Fig. 49 *bf*). Sie liefern ein beträchtliches aber geringeres Kontingent von Fasern als die vorher beschriebene Quelle. Ein noch kleineres Kontingent bekommt die dorsale Wurzel aus dem lateralen Theil der Basis des Vorderhornes. In der Gegend der Austrittsstelle des N. l. lateralis, wo noch einige Zwischenzellen vorhanden sind, kann man die Fortsätze solcher Zellen bis zum Lobus vagi verfolgen. Proximal von der Austrittsstelle des N. l. lateralis

und des Acusticus, wo keine Zwischenzellen mehr vorhanden sind, fand ich jedoch konstant Fasern, welche aus den Seitentheilen der grauen Substanz des Vorderhornes kommen und sich zu der Bahn des Facialis (Radix dorsalis) gesellen. Diese letzteren Fasern bin ich geneigt, dem medialen Bogenfasersystem zuzuschreiben. In dieser Gegend nämlich durchziehen oft die Bogenfasern die seitlichen Abschnitte der grauen Substanz des Vorderhornes. In der Ebene des Acusticus besteht der Lobus vagi fast ausschließlich aus markhaltigen feinen Fasern (Fig. 50). Es bleibt eine centrale Insel von grauer Substanz, welche ein feines Netz von Fortsätzen zwischen die Fasern aussendet. Auf Querschnitten findet man in den ventralen Abschnitten des Systems ein ovales Bündel von feineren Fasern. Schon in der Ebene der proximal austretenden Fasern des Acusticus wendet sich die dorsale Facialiswurzel ventro-lateral, durchzieht das System der dicken horizontal gerichteten Fasern der ventralen Wurzel des Trigeminus II (*TIIc*) und tritt aus der Oblongata aus. Das weitere Verhalten der beiden Wurzeln ist schon beschrieben.

In dieser Beschreibung der Struktur des Lobus vagi habe ich nicht die Thatsache erwähnt, dass ein Theil der Längsfasern, welche im Lobus verlaufen, lateralwärts sich ablenkt, um sich zu dem Längsfasersystem der Seitenstränge zu gesellen. Proximal von der Austrittsstelle des Facialis (Radix dorsalis) setzt sich nach vorn ein feines Bündel von Längsfasern fort (Fig. 52 *FCb*). Dieses Bündel kann man bis zu den Querschnittsebenen des Austritts des Trigeminus I verfolgen. Hier wendet sich das Bündel dorsal und gelangt zum Cerebellum. Auf schrägen Horizontalschnittserien, welche streng in der Ebene des Facialis (Radix dorsalis) orientirt sind (also proximal schwach abfallen), kann man sich überzeugen, dass das betreffende Bündel keine Fortsetzung der dorsalen Facialisfasern ist, sondern ein System, welches vom Cerebellum herabsteigt und unter senkrechter Beugung sich den austretenden Fasern des Facialis zugesellt. Durch dieses Bündel erhält also die dorsale Wurzel des Facialis Faserzuwachs aus dem Cerebellum. In der Ebene der Austrittsstelle des Facialis befindet sich eine schon besprochene Gruppe von großen Ganglienzellen (Fig. 50 *Az*), welche ventral von den austretenden Fasern liegt. Die Fortsätze einiger dieser Zellen sind in der Richtung der austretenden Fasern zu verfolgen. Es bekommt also wahrscheinlich der Nerv ein minimales Faserkontingent von diesen Zellen.

Bevor ich zur Beschreibung der Ursprungsstätten der folgenden



Nerven übergehe, muss ich zweier Längsfasersysteme der Oblongata gedenken. Das eine dieser Systeme bildet einen ziemlich scharf abgegrenzten und histologisch charakterisirten Längsfaserstrang. Es ist das System  $\gamma$  der Figuren. Es verläuft ventral von einem anderen Fasersystem, welches ich oben als dorsolateralen Strang bezeichnet habe (D). Das erstere besteht aus feineren Fasern, das letztere aus dickeren.

In distalen Querschnittsebenen der Oblongata ist die graue Substanz des Hinterhornes, wie oben bemerkt, durch die Lobi vagi lateralwärts abgedrängt. Die dorsale und laterale Oberfläche des Hinterhornkopfes ist von Längsfasern umgeben, welche etwas dicker als die unmittelbar ventral liegenden Fasern der Seitenstränge sind. Proximal werden die Fasern der dorsalen Abschnitte der Seitenstränge immer feiner und es treten viel marklose Fasern dazwischen auf (Fig. 45 Ss). Die Anzahl der letzteren übertrifft allmählich die der Markfasern. In Folge dessen bekommt dieser Abschnitt der Seitenstränge auf durch Pikrokarmine gut gefärbten Querschnitten die charakteristische Rosafärbung der marklosen Systeme. Das dorsalwärts liegende System von Längsfasern, welches den Hinterhornkopf umgibt, enthält dickere und markhaltige Fasern. Es ist das System  $\gamma$  der Fig. 43. Durch den histologischen Charakter desselben ist also das System  $\gamma$  in proximalen Querschnittsebenen scharf von den ventralwärts liegenden Systemen der Seitenstränge zu unterscheiden. Die Fasern sind in eine Anzahl von Bündeln gruppirt, welche durch feine Schichten von Stützgewebe und transversal verlaufenden Fasern von einander getrennt sind. Stellenweise findet man in diesen Gewebeschichten kleine Zellen von gangliösem Charakter. Distal umgibt allmählich das System  $\gamma$  die mediale Seite des Hinterhornes, seine Abgrenzung von den dorsalen Abschnitten der Seitenstränge wird immer undeutlicher, denn diese Abschnitte der Seitenstränge enthalten in distalen Ebenen keine so große Menge von marklosen Fasern, verlieren daher ihren unterscheidenden histologischen Charakter. Es geht also allmählich das System  $\gamma$  in die hinteren Stränge des Rückenmarkes über. Es ist wohl kaum nöthig zu bemerken, dass ich hier keinen direkten Übergang behaupten will, welcher durch histologische Untersuchung nicht festzustellen ist. Für einen Theil der Fasern des Systems  $\gamma$  kann man sogar vermuthen, dass sie sich nicht direkt in die Fasern der Hinterstränge fortsetzen. Man findet nämlich, dass ein Theil der Fortsätze der Zellen, welche in der Basis des Vorder- und Hinterhornes liegen.

sich dorsal-medial richten und gegen die Fasern des Systems  $\gamma$  zu verlaufen scheinen. Sicher kann man angeben, dass ein Theil der Bogenfasern der distalen Ebenen in die Fasern des Systems  $\gamma$  übergeht. Ob aus diesen Quellen alle Fasern des Systems sich bilden, oder ob ein Theil dieser direkt in die Fasern der Hinterstränge übergeht, konnte ich freilich nicht feststellen.

In den Ebenen der Austrittsstelle des Vagus liegt das Querschnittsfeld des Systems  $\gamma$  lateral von der grauen Substanz des Lobus vagi und reicht bis zur Oberfläche der Oblongata (Fig. 45). Das System trennt somit das dorsalwärts liegende System des dorso-lateralen Stranges von den Seitensträngen der Oblongata. Das System  $\gamma$  bekommt einen Faserantheil aus der grauen Substanz des Lobus vagi. Diese Fasern entstehen in den lateralen Abschnitten des Lobus, laufen eine Strecke weit proximal und gesellen sich dem System zu. Einen anderen Faserantheil bekommt das System durch die Bogenfasern (*b<sub>f</sub>*). Der Zufluss von Fasern aus dieser Quelle ist in den Ebenen des Lobus vagi nicht so groß. Die Faserbündel durchziehen in großen Mengen das System  $\gamma$  und begeben sich zu den dorsolateralen Strängen, ein kleiner Antheil aber verschwindet in dem System. In den Austrittsebenen des Vagus und öfters in denen des Glossopharyngeus findet man, dass einzelne Bündel des Systems  $\gamma$  in den dorsolateralen Strang übergehen, dabei kreuzen die übergehenden Bündel die Fasern der austretenden Nerven. Proximalwärts vom Glossopharyngeus setzt sich das System weiter fort, ohne Zufluss von Fasern aus irgend welcher Quelle zu bekommen. Seine Querschnittsoberfläche bleibt auch annähernd dieselbe. Die Fasern werden etwas feiner. Die ventrale Wurzel des Facialis durchbricht das System. Sie setzt sich fort bis zu der Austrittsstelle des Trigeminus I; hier verläuft sie zwischen den austretenden Fasern der ventralen und dorsalen Wurzeln dieses Nerven. Schon in der Gegend des Trigeminus I sind die medialen Abschnitte des Systems nicht so deutlich von den umgebenden Längsfasern zu unterscheiden (Fig. 52). Die Fasern desselben werden nämlich feiner und verlieren damit ihren unterscheidenden histologischen Charakter. Der laterale Abschnitt ist aber leicht zu verfolgen und bildet ein scharf abgegrenztes Bündel feiner Fasern. An der Stelle, wo die absteigenden Fasern der dorsalen Wurzel des Facialis (*F<sub>CB</sub>*) vom Cerebellum kommen, wendet sich das System  $\gamma$  dorsalwärts und verliert sich in einem gangliösen Körper (*Rk*), welcher dem sogenannten Rindenknoten der Knochenfische entspricht

(Fig. 55). Die Struktur des Rindenknötens wird später beschrieben werden.

Die Lage des soeben beschriebenen Systems, der Umstand, dass es aus dem Lobus vagi einen großen Faserantheil bekommt, hauptsächlich aber seine Verbindung mit dem Rindenknötens sind Verhältnisse, welche an dasjenige System der Knochenfische, welches MAYSER als sekundäre Vagus-Trigeminus-Bahn beschrieben hat (55 pag. 318), erinnern. Zwischen beiden Systemen bestehen aber wesentliche Unterschiede. Auf die vergleichende Behandlung der Struktur der *Oblongata* des Sterlet und der Knochenfische (Hecht) hoffe ich aber in einer anderen Arbeit zurückzukommen. Vorläufig sind keine Längsfasersysteme des Sterlet mit den Fasciculi longitudinales laterales (ROHON) der Selachier zu vergleichen. Die Verbindungen dieser letzteren sind von ROHON nicht untersucht worden.

In den distalen Austrittsebenen des Vagus sind die Lobi vagi das am meisten dorsal liegende Gebilde der Wände des Ventriculus IV. Proximal und dorsal vom System  $\gamma$  und von dem Lobus vagi bildet sich allmählich ein System von Längsfasern, welches ich unter dem Namen dorso-lateraler Stränge oben bezeichnet habe (Taf. XX Fig. 46 Df). Proximal erreicht das System eine mächtigere Entwicklung und drängt das System  $\gamma$  ventralwärts ab. In distalen Ebenen ist das System hauptsächlich durch Fasern, welche aus dem Lobus vagi entspringen, sowie auch aus Fasern des Systems  $\gamma$  gebildet. Diese letzteren durchkreuzen, wie oben gesagt, in einzelne Bündel getheilt, die austretenden Faserbündel des Nerven. Außer aus diesen Quellen bekommt das System einen Faserantheil durch die Bogenfasern. Diese steigen dorsalwärts, durchziehen das System  $\gamma$  und wandeln sich in Längsfasern der dorsolateralen Stränge um (Fig. 46 bf). Unbestimmt schien mir, ob die Fortsätze der Zwischenzellen an der Bildung der Fasern des Systems theilnehmen oder nicht. In den Ebenen des Glossopharyngeus steigt der Zufluss von Bogenfasern zum System. In der Austrittsebene des N. l. lateralis bekommt das System weder vom Lobus vagi noch vom System  $\gamma$  neue Fasern. Es wächst nur durch Zufluss von Bogenfasern (Fig. 47, 48). Proximal werden die Fasern des Systems immer dicker. In der Gegend des Austrittes des N. l. lateralis, Acusticus und Trigeminus II wird die Querschnittsoberfläche des Systems etwas kleiner wegen der Abgabe eines Theiles der Fasern an die austretenden Nerven. Proximal von der Austrittsstelle dieser Nerven wird die Querschnittsoberfläche wieder etwas größer. Der Zufluss der Bogen-



fasern ist in dieser Gegend vermindert. Proximal von der Austrittsstelle des Trigeminus I gruppieren sich die Fasern des Systems in einzelne Bündel. Ein Theil der Bündel besteht aus dickeren, ein anderer aus feineren Fasern. Die Interstitien zwischen einzelnen Bündeln sind durch zerstreute Inseln von Körnergewebe besetzt (Fig. 54 *Kg*). Dieses Körnergewebe ist eine Fortsetzung der Körnerlage des Cerebellum, wie wir später sehen werden. Die in einzelne Bündel gruppirten Fasern des Systems wenden sich dorsal und verlaufen zum Cerebellum (Fig. 55 *Dl*).

Der N. l. lateralis wird ausschließlich von dicken Markfasern gebildet. Auf Querschnitten findet man, dass der Nerv aus dem dorsolateralen Strang entspringt (Fig. 47 *Ltr*). Auf sagittalen und hauptsächlich auf horizontalen Schnittserien findet man die Fasern des austretenden Nerven aus aufsteigenden und absteigenden Fasersystemen gebildet (Taf. XVIII Fig. 15 *Ltr*). Beide Systeme gehören zum dorsolateralen Strang. Der Nerv hat also in nächster Umgebung seines Austritts keinen nachweisbaren Kern. Die beiden Systeme verlaufen gegen einander und, an der Austrittsstelle des Nerven angelangt, wenden sie sich lateral und bilden einen einheitlichen aus der Oblongata austretenden Stamm. Es ist dabei zu notiren, dass das absteigende System beträchtlich stärker ist als das aufsteigende. Die Fasern des ersteren schienen mir auch um etwas dicker als die des letzteren. Über den Ursprung des aufsteigenden Systems kann ich nur sagen, dass es dem dorsolateralen Strang angehört. Mit größter Wahrscheinlichkeit kommt das absteigende System aus dem Cerebellum. Auf glücklich orientirten Längsserien kann man einen Theil der Fasern bis zu der Stelle verfolgen, wo sie sich dorsal gegen die hintere Peripherie der seitlichen Theile des Cerebellum wenden. Diese Beobachtung ergab sich mir nicht vollkommen überzeugend, da der Abstand zwischen der Austrittsstelle des Nerven und dem seitlichen Theile des Cerebellum zu groß ist. Auch verlaufen die Fasern etwas zerstreut; zieht man aber in Betracht, dass bei Knochenfischen nach MAYSER's Untersuchungen (55 pag. 309) die Fasern des N. l. lateralis bis zur nächsten Nähe des Kleinhirnes zu verfolgen sind, so gewinnt die Vermuthung an Wahrscheinlichkeit, dass das absteigende System beim Sterlet aus dem Cerebellum kommt. Auf Querschnitten sind bei einigen Cyprinoiden (*Gobio*) die Fasern des N. l. lateralis sehr leicht bis zum Cerebellum zu verfolgen, da die Bündel des Nerven durch ihr Aussehen von den umgebenden Fasern sich scharf unterscheiden.

Ein unbeträchtliches Faserkontingent bekommt der Nerv aus der Zellgruppe *Pzr*, deren Bedeutung später erörtert wird. Einige Fortsätze dieser Zellen konnte ich in der Richtung der austretenden Fasern verfolgen.

Der Acusticus wird durch Fasern eines und desselben Charakters gebildet. Sie sind um etwas feiner als die Fasern des N. I. lateralis und beträchtlich dicker als die Fasern der dorsalen Wurzel des Facialis und des Trigeminus II. Der Nerv entspringt aus den ventralen Abschnitten des dorsolateralen Stranges (Fig. 50 *Ac*). Wie oben erörtert, entsteht ein Theil der Acusticusfasern aus den durchkreuzten Fasern der hinteren Längsbündel. Ein Theil dieser Fasern wird durch die Zellen der Vorderhörner unterbrochen. Einen anderen Faserantheil bekommt der Nerv aus der Zellgruppe *Az*, welche ventralwärts vom Facialis (Radix dorsalis) liegt. Diese großen Nervenzellen, welche in der Austrittsstelle des Nerven erscheinen, können nicht als modificirte Zwischenzellen betrachtet werden: sie liegen dorsal von der Stelle, wo Zwischenzellen liegen sollten. Der Faserantheil, welchen der Nerv aus diesen Zellen bekommt, ist kein beträchtlicher. Ein weit größeres Kontingent bezieht der Nerv aus absteigenden Systemen. Diese Fasern können leicht bis zu den seitlichen Theilen des Cerebellum verfolgt werden. Ein eben so großes Faserkontingent bekommt der Nerv aus aufsteigenden Systemen, welche einen Theil der Längsbahnen des dorsolateralen Stranges bilden. Den Ursprung dieser letzten konnte ich nicht ermitteln. Diese Fasern bieten vielleicht ein analoges Verhalten zu den von AHLBORN (47 pag. 262) beschriebenen lateralen MÜLLER'schen Fasern der Petromyzonten. Der Verlauf dieser letzteren ist aber durch Zellen unterbrochen. Die absteigenden und aufsteigenden Fasern wenden sich, an den Austrittsstellen des Nerven angelangt, lateral und fließen in einen einzigen Stamm zusammen. Medial von der Umbiegungsstelle dieser Fasern liegen die soeben beschriebenen großen Zellen *Az*. Ein Analogon der interessanten Acusticushaubenbahn der Petromyzonten existirt bei *Acipenser* nicht (47 pag. 266).

Der Trigeminus II entspringt, wie oben gesagt, nach Art eines Spinalnerven durch zwei Wurzeln (Fig. 50 *TII d*, *TII v*). Die feinfaserige dorsale Wurzel wird durch den Lobus trigemini geliefert. Der Lobus (*Lt*) reicht distalwärts ungefähr bis zur Austrittsstelle des N. I. lateralis. Seine ventrale Oberfläche ist vom dorsolateralen Strange durch die Cerebellarleiste getrennt (*CL*). Der Lobus besteht aus einer centralen gangliösen Masse und aus einer

peripherischen Faserschicht. Die faserige Schicht erscheint allmählich in den distalen Abschnitten des Lobus. In der centralen gangliösen Masse befinden sich große und kleine Ganglienzellen; die Fortsätze dieser Zellen bilden das Hauptkontingent der Fasern der peripherischen Schicht. Ein anderer Faserantheil kommt aus den Zellen *Pzd*. Zur Deutung dieser Zellen werde ich später kommen. Außerdem gelangen zur peripherischen Schicht Bogenfasern; sie steigen dorsalwärts, laufen durch die Zellgruppe *Pzv* (Fig. 49), wo ein Theil von ihnen endet. Der andere Theil (*bft*) umkreist die mediale Seite der Cerebellarleiste und verläuft lateral von der Zellgruppe *Pzd*. Ein Theil der Fasern endet in den Zellen *Pzd*, der Rest gelangt in die peripherische Schicht. Man darf behaupten, dass ein Theil der Bogenfasern zum Lobus trigemini gelangt, ohne durch Zellen der Gruppe *Pz* unterbrochen zu sein. Das ist besonders leicht in denjenigen Querschnittsebenen zu beobachten, in welchen die betreffenden Zellen sparsamer vorhanden sind. In der Gegend der Austrittsstelle der dorsalen Wurzel wenden sich die Fasern der peripherischen Schicht lateral und bilden die Wurzel *TII d*. Proximal von der Austrittsstelle setzt sich der Lobus eine Strecke weit fort, indem er seine Struktur behält. Seine peripherische Schicht liefert die proximalen Fasern der dorsalen Wurzel des Trigeminus II.

Die dickfaserige ventrale Wurzel des Trigeminus II (*TII v*) entspringt vom dorsolateralen Strang und wird durch ein absteigendes und aufsteigendes System dieses Stranges gebildet. Das absteigende System kommt aus dem Cerebellum. Der Ursprung des aufsteigenden ist von mir nicht ermittelt worden. Die beiden Systeme wenden sich lateral und treten etwas proximal und dorsal vom Facialis aus. Ein kleines Faserkontingent bekommt die Wurzel aus der Zellgruppe, welche auch einen Theil der Acusticusfasern liefert (*Az*).

Das absteigende System der ventralen Wurzel des Trigeminus II, welches durch seinen histologischen Charakter von den umgebenden Fasern des dorsolateralen Stranges nicht zu unterscheiden ist, entspricht vielleicht der aufsteigenden Quintuswurzel der Knochenfische. Dieses letztere System ist aber der eingehenden Beschreibung MAYSER's gemäß scharf von den umgebenden Bahnen zu unterscheiden (55 pag. 291). Eben so scharf histologisch ist dasselbe System der Selachier nach den Angaben von ROHON (40 pag. 47) charakterisirt.

Den centralen Ursprung des N. abducens konnte ich am Sterlet nicht ermitteln. Der Nerv ist äußerst fein und seine Fasern



laufen eine Strecke weit in aufsteigender Richtung, ehe sie austreten. Für Cyprinoiden kann ich die Angaben von MAYSER (55 pag. 305) und SANDERS (56 pag. 765) bestätigen. Der Nerv entspringt aus zwei Kernen.

Die feinfaserige dorsale Wurzel des Trigeminus I (Fig. 52 *TI d*) bekommt ihre Fasern aus einem aufsteigenden und absteigenden System. Wie bei den vorigen Nerven konnte ich den Ursprung des aufsteigenden Systems nicht ermitteln. Ein Theil der Fasern des absteigenden Systems läuft eine Strecke weit proximal, wendet sich fast senkrecht dorsalwärts zu dem seitlichen Theile des Cerebellum, wo er bald verschwindet. Ein anderer Theil ist bis zum Mittelhirn zu verfolgen, wo er etwa in den mittleren Querschnittsebenen des Tectum opticum dorsalwärts sich wendet und an der Basis des Tectum verschwindet. An der Stelle, wo diese Fasern nicht mehr zu verfolgen sind, finde ich keine besondere Zellenansammlung, in welcher sie endigen könnten. Diese absteigende Trigeminusbahn entspricht wahrscheinlich der von MAYSER beschriebenen (55 pag. 306) absteigenden Quintuswurzel. Bei Gobio und Tinca fand ich diese Bahn nicht, was ich der nicht gelungenen Orientirung meiner Serien zuschreibe. Ein anderer Faserantheil der dorsalen Wurzel des Trigeminus I wird durch die medialen Bogenfasern geliefert, welche sich an der Austrittsstelle des Nerven demselben zugesellen. Ein sehr minimales Faserkontingent liefern einige Nervenzellen, welche unmittelbar ventral von den Faserbahnen der dorsalen Wurzel liegen.

Die dickfaserige ventrale Wurzel des Trigeminus I (*TI v*) wird von Fasern der hinteren Längsbündel gebildet. In proximalen Querschnittsebenen der Austrittsstelle des Trigeminus II findet man, dass ein Theil der ventrolateralen Fasern des Bündels sich lateralwärts wendet. Diese Fasern umkreisen die graue Substanz des Vorderhornes dieser Gegend und bilden ein System in einige Bündel gruppirter Längsfasern. Diese Bündel verlaufen durch die Gruppe der Zwischenzellen dieser Gegend. Auf Horizontalserien beobachtete ich, dass ein Theil der Zellenfortsätze sich zu den betreffenden Bündeln gesellt. An der Austrittsstelle des Nerven legen sich die Bündel enger an einander, wenden sich lateral und treten als dickfaserige ventrale Wurzel des Trigeminus I aus (Taf. XX Fig. 52, Taf. XXI Fig. 46 *TI d*, *TI v*). An der Umbiegungsstelle kann man sehen, wie einige Zwischenzellen dieser Gegend (*Zz*) Fortsätze in der Richtung der austretenden Fasern absenden.

Nach der Absendung meiner Arbeit erschien eine Schrift von N. SOGRAFF »Materialien zur Kenntnis der Organisation des Sterlet« (russisch), worin Einiges über das Gehirn der Ganoiden hinzugefügt ist. Als neu zu notiren ist eine Beobachtung von KAWRAISKY, dass die Epiphyse eines sehr jungen Sterlet das Knorpelcranium durchbricht. Ich habe sehr junge Fische nicht untersucht; bei Fischen von etwa 30 cm Länge fand ich konstant die Epiphyse, wie ich sie geschildert habe. Neu ist die Angabe des Verfassers, dass das Pallium der Ganoiden durch Rückbildung einer Markdecke entstand. Verfasser motivirt diese Ansicht aber folgendermaßen. Bei *Scaphirhynchus* reichen nach Verfasser die Basalganglien (*Lobi hemisphaerici*) weiter dorsalwärts als beim Sterlet; dabei ist aber kein Durchschnitt und auch keine nähere Beschreibung des Vorderhirnes von *Scaphirhynchus* gegeben. Ferner findet Verfasser, dass man aus Fig. 112 und 113 der Arbeit von SALENSKY (27) schließen könne, dass bei Embryonen die Basalganglien weiter dorsalwärts reichen als beim ausgewachsenen Sterlet. Ich glaube, dass diese Gründe nichts beweisen. Im Übrigen enthält die Arbeit eine oberflächliche Beschreibung einiger bekannter Thatsachen, in welcher folgende Fehler zu notiren sind. Verfasser sagt pag. 67), dass das Pallium durch seine ganze Länge einförmig sei und dass man keine so große Falte am Pallium des Sterlet finde, wie es RABL-RÜCKHARD für die Forelle angiebt. Vielleicht hat Verfasser nur unausgewachsene Fische untersucht und seine Resultate ohne Weiteres auf ausgewachsene ausgedehnt. In den meisten Figuren sind nämlich Präparate von unausgewachsenen Fischen dargestellt. Verfasser bestätigt und citirt wörtlich die oben erwähnte Beschreibung des Mittelhirnes vom Sterlet nach SALENSKY, ohne die unrichtige Anwendung der Bezeichnungen *Torus longitudinalis* und *Tori semicirculares* zu bemerken. Er zeichnet und beschreibt auf pag. 68, 69 meiner Ansicht nach proximale Stücke einiger abgerissener Epiphysen. Auf pag. 70 aber ist ein gelungenes Präparat beschrieben, auf welchem Verfasser die intakte Epiphyse mit dem Epiphysarsack zur Anschauung bekam. Der Epiphysarsack ist aber dabei im Sinne von CATTIE aufgefasst — der Sack soll durch Gehirnhüllen gebildet sein. Wie Verfasser zu den alten Angaben von CATTIE zurückkommt, ist mir unbegreiflich — er scheint doch die Arbeit von RABL-RÜCKHARD, wo diese Angaben eine Korrektur erfahren, zu kennen. Die Gehirne (Fig. 97—99), welche ich nicht anders als Gehirne mit abgerissenen Epiphysen betrachten kann, und das Gehirn mit der intakten Epiphyse erwecken im Verfasser einige Gedanken über die Ursachen der Variationen dieses Organs bei verschiedenen Ganoiden. Diese Gedanken bin ich nicht im Stande zu verstehen. Die *Oblongata* ist gar nicht erwähnt.

(Fortsetzung und Schluss mit Tafelerklärung folgt.)

# Das Gehirn und die Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*.

Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes.

Von

**N. Goronowitsch.**

---

Mit Tafel XXI—XXIII.

---

(Fortsetzung und Schluss.)

## **V. Allgemeines über Kopfnerven.**

### **Kritik einiger Ansichten über die Morphologie des Wirbelthierkopfes.**

Durch die Entdeckung BALFOUR's, dass die primäre Leibeshöhle der Selachierenembryonen in die Kopfregion ununterbrochen sich fortsetzt, ward eine neue gewichtige Thatsache für diejenigen morphologischen Lehren gewonnen, welche ein Kopfsegment mit einem Rumpfsegment zu vergleichen versuchten.

MARSHALL's Untersuchungen haben gezeigt, dass der dorsale Abschnitt der Kopfleibeshöhle eine selbständige, von den Kiemenspalten unabhängige Segmentirung erfährt. Die späteren Untersuchungen von VAN WIJHE gaben einen vollständigen Bericht über die Entwicklungsvorgänge der Mesodermsegmente des Kopfes. Diese Untersuchungen zeigten, dass die dorsalen Abschnitte der ganzen primären Kopfleibeshöhle eine selbständige Segmentirung erfahren, welche vollkommen der Segmentirung des Rumpfmesoderms entspricht. Ich stimme vollkommen mit dem Verfasser dieser letzten Arbeit überein, dass keine seiner Angaben von DOHRN widerlegt worden ist, und betrachte VAN WIJHE's Arbeit als Ausdruck unserer modernen Kenntnisse der Vorgänge der Entwicklung der Kopfmesomeren.



Schon von VAN WIJHE wurden einige Einwände gegen BALFOUR's Auffassungen erhoben und es wurde betont, dass die Mesodermschläuche der Visceralbogen nicht als Theile, welche den Urwirbelmetameren entsprechen, angenommen werden können, und dass diesen letzteren nur die dorsal sich abgliedernden Abschnitte der sogenannten primären Kopfleibeshöhle entsprechen können. Aus dieser Ansicht ist der Schluss abzuleiten, dass die Muskulatur der Visceralbogen sich nicht aus denjenigen Abschnitten des Mesoderms entwickelt, welche den Urwirbeln als homodynam zu betrachten sind, sondern aus denjenigen Abschnitten, welche im Rumpfe den Wandungen der sekundären Leibeshöhle entsprechen. AHLBORN (48) hat später unter Anderem in der That auch diese Auffassung zur Hilfe genommen, um die Metamerie des Kopfes der Wirbelthiere zu beurtheilen.

Nach meiner Ansicht war BALFOUR's Auffassung, dass die Mesodermschläuche der Visceralbogen den Urwirbeln entsprechen, die richtige. Die sekundäre Kopfleibeshöhle ist die Perikardialhöhle. Die Wände des Perikardium entsprechen den Wandungen der sekundären Leibeshöhle des Rumpfes. Für die nähere Motivirung dieser Ansicht muss ich an einige Betrachtungen GEGENBAUR's über die Verbindungen der Visceralbogen mit dem Cranium bei Selachiern erinnern.

GEGENBAUR kam zu dem Schluss, dass im primitiven Zustande alle Visceralbogen in der Region der Basis cranii artikulirten (6 pag. 536; 5, III pag. 252 u. a.). Er fand, dass die Dislokation der distalwärts vom Zungenbeinbogen liegenden Visceralbogen und ihre distale Verschiebung in die Region der Wirbelsäule ein erst sekundär entstandenes Verhältniss ist. Die Ursache der Verschiebung dieser Distalbogen liegt einerseits in der starken Volumvergrößerung des Mandibularbogens, andererseits in den complicirten Verhältnissen der Kiemensäcke, welche bei ihrer allmählichen Entwicklung Platz erforderten. Folgende Thatsachen weisen auf die primitive Zusammengehörigkeit der distalen Visceralbogen zum Cranium hin. Diese Bogen werden von Cranialnerven innervirt und außerdem kommen in embryonalen Zuständen mehr Visceralbogen in die Region des Cranium zu liegen als im ausgewachsenen Zustande. Die Richtigkeit dieser streng motivirten Auffassung GEGENBAUR's zu bezweifeln, liegt gegenwärtig kein Grund vor.

Aus diesen Betrachtungen folgt, dass bei primitiven Selachierformen der Mandibularbogen seine primitive Stellung in der Ebene

seines Kopfmetameres behalten hat, da dieser Bogen nicht distalwärts verschoben ist. Auf Grund bekannter Betrachtungen kam GEGENBAUR zu dem Schluss, dass aus den beiden Artikulationsverbindungen des Mandibularbogens mit dem Cranium bei Notidaniden es die Artikulation in der Gegend des Postorbitalfortsatzes ist, welche man als primäre betrachten muss (5, III pag. 52). Das Palatobasalgelenk ist eine später entstandene Verbindung. Der Hyoidbogen musste auch distalwärts sich verschieben. Diese Verschiebung war jedoch kaum eine starke, denn der Kiemenspalz zwischen Mandibular- und Hyoidbogen ist stark reducirt. Der Nerv, welcher die Bogen dieses Spaltes innervirt, der Facialis, verläuft bei *Hexanchus* sehr wenig in distaler Richtung in Vergleichung mit dem Glossopharyngeus und Vagus, welche die stark verschobenen distalen Visceralbogen innerviren.

Auf Grund dieser Betrachtungen ist anzunehmen, dass der Mandibularbogen, zum Theil auch der Hyoidbogen, in anderen Verhältnissen als die distalwärts liegenden Bogen bei ihrer ontogenetischen Entwicklung stehen müssen. Der erste Visceralbogen hat seine primitive Stelle in der Ebene seines Kopfmetameres behalten, die distalwärts liegenden Bogen waren während der Phylogenese distalwärts verschoben, änderten also ihre Lage in Bezug auf die ihnen entsprechenden Kopfmetameren. Es folgt daraus, dass wir in der Entwicklung des Mandibularbogens, zum Theil auch in der des Hyoidbogens, das Prototyp der primitiven Entwicklungsvorgänge, was die Lage der Bogen zu den Metameren des Cranium betrifft, suchen müssen. Die Entwicklung der distalwärts liegenden Bogen muss mehr oder weniger ausgesprochene Abweichungen in dieser Beziehung zeigen, und die Abweichungen werden desto kleiner, je schärfer in der Ontogenie der jetzt lebenden Formen die alten phyletischen Zustände, bei welchen die distalen Bogen mit dem Cranium artikulirten, sich erhalten haben. Ich habe oben bemerkt, dass dieser primitive Zustand sich zum Theil in der Ontogenie erhalten hat. GEGENBAUR (5 pag. 252 u. Taf. XVI Fig. 1, 4) beschreibt und zeichnet einen Embryo von *Acanthias vulgaris*, bei welchem außer dem Spritzloche noch die erste und zweite Kiemenspalte zur Region des Cranium gehören. Die dritte Kiemenspalte liegt nach dem Verfasser an der Grenze zwischen Cranium und Wirbelsäule. Es sind also in der Ontogenie die Spuren des primitiven phyletischen Verhaltens der Visceralbogen zum Cranium noch erhalten geblieben. Dies begründet einerseits obige Auffassung, andererseits aber sind wir gezwun-

gen, in der Entwicklung des Mandibularbogens, zum Theile auch des Hyoidbogens, die charakteristischen Züge der Entwicklungsvorgänge derjenigen Bogen zu suchen, welche im primitiven, nicht dislocirten Zustande zum Cranium stehen. Nach diesen vorläufigen Bemerkungen gehe ich zur Beurtheilung der von VAN WIJHE über die Entwicklung der Mesodermsegmente des Selachierkopfes gewonnenen Resultate über (30).

Das Kopfmesoderm der Embryonen von *Scyllium catulus* theilt sich in der Entwicklungsperiode zwischen den Stadien *H* und *J* in neun Somite. Alle Somite, außer dem proximalsten, schließen eine Höhle ein. Vorübergehend möchte ich bemerken, dass die Angabe des Verfassers, der Selachierembryo erlebe im Stadium *J* ein Acranienstadium, mir unverständlich geblieben ist (pag. 3). Ich finde, dass im Stadium *D*, sogar *C*, also bei noch offenem Zustande der Medullarplatte, der Selachierembryo durch seine Kopfplatte als wirklicher Craniote sich charakterisirt.

Durch genaue Untersuchung hat Verfasser festgestellt, dass alle neun Somite der Kopfregion angehören. Aus Taf. I Fig. 1 (30) ist ersichtlich, dass der Embryo eine stark ausgesprochene Kopfkrümmung aufweist. Die dorsale Grenzlinie der Somite folgt genau der Krümmung des Gehirnrohres und vom vierten an sind die Somite ventralwärts abgelenkt. Die proximale Grenzlinie des ersten Somits liegt in der Querschnittsebene des Gehirnrohres, welche durch die Anlage der Epiphyse geht; man könnte sogar annehmen, dass die Grenze der Somite distalwärts von der Epiphysenanlage liege. Daraus ziehe ich den Schluss, dass die proximale Grenze der Kopfsomite von *Scyllium* nicht weiter als die proximale Grenze des Mittelhirnes reicht, denn die Lage der Epiphyse giebt die proximale Grenze des Mittelhirnes an. Wegen der Krümmung des Gehirnrohres des Selachierembryo, welches VAN WIJHE abbildet, trifft die Querschnittsebene die Anlage der Epiphyse und den ventralen Rand der zweiten Kiemenspalte ( $K_2$ ). Es werden also alle neun Kopfsomite in der Gegend des chordalen Abschnittes des Cranium angelegt (vgl. oben Kap. II). Aus dieser Thatsache ist die große Übereinstimmung in der Zahl der ontogenetisch nachgewiesenen Kopfsomite des chordalen Abschnittes des Schädels mit dem Minimum der Somitenzahl, welche die vergleichende Anatomie festgestellt hat, nicht zu verkennen. Das weist erstens auf die Zuverlässigkeit der bei der Lösung der Frage auf anatomischem Wege angewandten Methode, zweitens ist daraus der Schluss zu ziehen, dass die ontogenetische



Methode auf solche Formen wie *Seyllium* die Frage über die Zahl der Somite nicht weiter fördern kann, als es auf anatomischem Wege geschah. Wenn die anatomische Untersuchung für die Lösung dieser Frage die primitivsten Selachierformen, die Notidaniden, in Angriff nahm, und die Embryonen höherer Selachier die Frage nicht weiter fördern als die ausgewachsenen Notidaniden, so sind nur aus der Untersuchung der Notidanidenembryonen nähere Angaben über die Zahl der Kopfsomite abzuwarten, wenn überhaupt eine definitive Lösung dieser Frage erwartet werden kann.

Es fand also VAN WLJHE im Selachierkopfe neun Mesodermsonite und diese Somite gehören zum chordalen Abschnitte des Schädels. Verfasser giebt folgende Gründe seiner Auffassung an, dass diese Kopfsomite mit den Rumpfsomiten gleich zu stellen sind: 1) »Dass die Länge der Somite (die Dimension parallel der Längsachse des Körpers) sich im ganzen Körper gleich verhält. Diese Länge nimmt vom Schwanze, wo die Somite am kürzesten sind, allmählich zu, so dass das zweite Kopfsomit länger ist als eines der folgenden.« Das erste Somit (das proximalste) ist kürzer. Das ist gewiss ein bemerkenswerthes Verhalten, welches uns zeigt, dass die Kopfsomite in diesem frühen Stadium eine verhältnismäßig gleiche Längenentwicklung haben mit den Rumpfsomiten. Die Vergleichung beider Somitengruppen konnte etwas beeinträchtigt werden in dem Falle, wenn die Somite keine regelmäßige Längenabnahme gezeigt hätten. (Das Fragezeichen, mit welchem DOHRN das oben gegebene Citat von VAN WLJHE bezeichnete, ist mir also unverständlich geblieben.) 2) »Die dorsale Grenze der Rumpfsomite setzt sich ununterbrochen in die dorsale Grenze der Kopfsomite fort.« 3) »Dass die untere Grenze der Somite, sowohl im Kopfe als im Rumpfe, nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes liegt.« Diesen letzten Satz halte ich für unrichtig. Der Grund des Fehlers liegt darin, dass der Verfasser nur die Verhältnisse der Somite 4—6 in Betracht nimmt und die Verhältnisse der Somite 2 und 3 gar nicht berücksichtigt. Das Somit 2 ist das Somit des Mandibularbogens.

Ich habe erörtert, dass wir annehmen müssen, dass der Mandibularbogen, zum Theil auch der Zungenbeinbogen, in primitiveren Lageverhältnissen zum Cranium stehen, als die distalwärts liegenden Bogen. In Bezug auf den Mandibularbogen habe ich oben gesagt, dass er in der Ebene seines Kopfmetamers liegt. Alle anderen Bogen sind distalwärts verschoben. Daraus zog ich den Schluss, dass die Entwicklung des Mandibularbogens, zum Theil auch des

Hyoidbogens, da dieser letzte wenig verschoben ist, in Bezug auf Lageverhältnisse zum Cranium am primitivsten verlaufen muss. Folglich können nur die Entwicklungsvorgänge des Mandibularbogens zu allgemeinen morphologischen Schlüssen über die Lagebeziehungen des Bogens und des Kiemenspaltes zum Cranialmetamer maßgebend sein.

Der Trennungsspalt des Mandibularsomits von dem distalwärts liegenden Zungenbeinbogensomit reicht bis zum ventralen Rande der Spritzlochspalte. Der dorsale Abschnitt des zweiten (Mandibular-) sowie des dritten (Zungenbeinbogen-) Somits bilden ein einheitliches Ganze mit den ventralen Abschnitten der Somite, welche den Spritzlochspalt umgeben. Es folgt daraus, dass in diesen Somiten, welche in primitiven Lageverhältnissen zum Cranium stehen, wir nicht bloß den dorsalen Mesodermabschnitt, wie es VAN WIJHE thut, als Somit auffassen müssen, sondern das ganze Mesomer bis zu der Stelle, wo ventral von den Kiemenspalten alle Mesomere mit einander in Verbindung stehen. Der Visceralbogen (Mandibularbogen) ist also ein Theil des Somits oder des Urwirbels des Schädels. Die Muskulatur des Visceralbogens entwickelt sich also aus vollkommen homodynamen Theilen mit den Rumpfmesomeren, aus welchen sich die Muskulatur der Rippen, des Schultergürtels etc. entwickelt. Ich finde kaum nöthig, zu bemerken, dass ich mit diesem letzten Satze eine vollständige Homodynamie zwischen Rippe und Visceralbogen nicht begründen will. Über diese letzte Frage theile ich GEGENBAUR's Meinung (5, III pag. 256; 7 pag. 326). Da die Lage der Spritzlochspalte in die Abgrenzungslinie der Metamere 2 und 3 fällt, so folgt daraus, dass die Branchiomerie mit der Mesomerie bei denjenigen Kopfsomiten, welche in primitiven Lageverhältnissen zum Cranium stehen, zusammenfällt. Ontogenetisch bildet sich die Kiemenspalte an der Grenze zwischen zwei Somiten. Höchst wahrscheinlich haben auch phylogenetisch die Kiemenspalten dieselbe Lage an der Grenze zwischen zwei Metameren.

In MARSHALL's Arbeit (36 pag. 75) ist eine strikte Angabe in Bezug auf die Zeit des Entstehens und die Richtung der Abgrenzungen der dorsalen Abschnitte der proximalen Kopfmetamere enthalten. Verfasser sagt, dass im Anfange des Stadiums *J* die dorsalen Abschnitte der drei vordersten Kopfhöhlen in direkter Verbindung mit einander sind. Die ventralen Abschnitte sind durch die Kiemenspalte von einander getrennt. Zwischen den Stadien *J* und *K* grenzen sich die dorsalen Abschnitte der Somite von einander ab, und diese

Abgrenzungen verlaufen dorsal in der Fortsetzung der Richtung der Kiemenspalten. Auch aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass in den vordersten Kopfsomiten die Mesomerie mit der Branchiomerie zusammenfällt.

Da VAN WILHE die ventrale Grenze der Kopfsomite als von der dorsalen Grenze der Kopfdarmhöhle etwas ventralwärts verlaufend annahm, so musste er in Bezug auf die dorsale Grenze der eigentlichen sekundären Kopfleibeshöhle zu falschen Schlüssen gelangen. Die Höhlen der Muskelsäcke nahm der Verfasser für einen Theil der Kopfleibeshöhle an. Auf pag. 4 sagt er: »Das Perikardium gehört sicherlich bei Embryonen und wahrscheinlich auch beim erwachsenen Thier, wenigstens theilweise zum Kopfe«. Und weiter auf pag. 7 ist gesagt: »Die ventrale Leibeshöhle wird in dieser Periode im Kopfe nur durch die unpaare Perikardialhöhle und die paarige Kieferhöhle repräsentirt. Beiderlei Räume kommunizieren nur potentiell, da die Wände der nach vorn in zwei Zipfel ausgezogenen Perikardialhöhle sich zwar in diejenigen der Kieferhöhle fortsetzen, unter der ersten Kiementasche einander aber berühren.« Auf Grund der soeben dargestellten Betrachtungen ist das Perikardium nicht bloß als »ventrale Leibeshöhle« des Kopfes, sondern überhaupt als die ganze Kopfleibeshöhle aufzufassen. In frühen Entwicklungsstadien reicht die transversale Abgrenzung der Kopfmetamere, welche in primitiven Zuständen zur Basis cranii stehen, bis zu der unsegmentirten Höhle des Perikardialsackes. Die Höhlen der Myomere aller distalwärts liegenden Kiemebogen stehen auch eine Zeit lang in direkter Verbindung mit der Perikardialhöhle. Die unsegmentirten Wände dieser Höhle sind nach Struktur sowie nach allen übrigen Verhältnissen mit der Abdominalleibeshöhle gleich zu stellen.

Seitdem MONRO bei Rochen, MECKEL bei manchen Selachiern, BAER bei Knorpelganoiden, J. MÜLLER bei Myxinoiden eine direkte Verbindung der Perikardialhöhle mit der Rumpfleibeshöhle nachgewiesen haben, ist kein Grund, zu bezweifeln, dass das Perikardium und die Rumpfleibeshöhle Theile eines Ganzen bilden. Das abweichende Verhalten der Kopfleibeshöhle (Perikardium) von der Rumpfleibeshöhle wird nur auf Volumenverhältnisse zurückgeführt. Dieser letzte Unterschied ist unwesentlich und seine Ursachen sind verständlich. Die Rumpfleibeshöhle umgibt den Abdominaldarmtractus mit seinen massiven Anhangsdrüsen und schließt die Genitaldrüsen ein, welche ihr Volumen während der Brunstzeit ändern; Alles das bedingt die kolossale Entfaltung der Rumpfleibeshöhle im Vergleiche mit der Kopfleibeshöhle.



Alles das musste DOHRN in Betracht ziehen, ehe er die unrichtige These aufstellte: dass »die allgemeinen morphologischen Verhältnisse am Kopfe durch den völligen Ausfall der Urwirbel und ihrer Derivate gegenüber dem Rumpfe eine gründliche Verschiedenheit erlangt haben« (Studie X pag. 470). Oder (pag. 464): »der Kopf der Wirbelthiere repräsentirt vorwiegend ventrale Theile seiner ursprünglichen Zusammensetzung, nur das Gehirn (!) und Rückenmark ist vom Rückentheile übrig geblieben«.

Auf Stadium *J*, welches von VAN WIJHE auf pag. 7 charakterisirt ist, zerfallen die Kopfsomite in Myotome und Sclerotome. Die Metamerie der letzteren schwindet im Kopfe sowie in der Wirbelsäule. Ehe ich zur Beurtheilung der Entwicklungsvorgänge distalwärts liegender Bogen komme, ist es nothwendig, mit der Entwicklung des zweiten Somites abzuschließen, d. h. mit der Entwicklung seines Myotomes, denn es sind eigentlich nur die Verhältnisse der Myotome, welche zu Kontroversen Veranlassung geben. Im Stadium *J* bildet der Muskelsack des Mandibularbogens mit seinem dorsalen Abschnitte ein einheitliches Ganze. Die Höhle des dorsalen Abschnittes communicirt unmittelbar mit der Höhle des ventralen. Das Ganze ist also als ein Myomer aufzufassen. Ventral steht das Myomer mit der vorderen Wand des Perikardium durch einen kompakten Zellenstrang in Verbindung. Während der Stadien *K* und *L*, bis zu der Zeit also, wo Muskelzellen im Myotome erscheinen, bleibt das Mandibularmyotom ungetrennt und ist folglich ein einheitliches Gebilde, welches einem Rumpfmeyotom als homodynam zu betrachten ist. Die interessanten Vorgänge der Entwicklung des *M. obliquus superior* gehören nicht zu meiner Aufgabe, denn dieser Vorgang ist als sekundärer und späterer Vorgang von Muskulaturentwicklung aus einem Myomer aufzufassen.

Aus der Betrachtung der Entwicklung des Mandibularsomits und Myotoms ist also der Schluss zu ziehen, dass das ganze Somit und das ganze Myotom des Mandibularbogens als homodynam einem Somit und Myotome des Rumpfes aufzufassen ist und dass für diesen Somit, welcher im primitiven Lageverhältnisse zur Basis cranii sich befindet, die Branchiomerie mit der Mesomerie zusammenfällt.

Ich gehe nun zur Besprechung der Entwicklungsvorgänge derjenigen Metamere über, deren Visceralbogen ihre Lage in den Ebenen der entsprechenden Cranialmetamere nicht behalten haben.

Eine während der Phylogenie entstandene distale Verschiebung der Visceralbogen kann ontogenetisch nur durch eine Trennung der

ventralen, den Visceralbogen angehörenden Abschnitte der Somite, von den dorsalen, dem Cranium angehörenden Abschnitten, ausgedrückt werden. Der dorsale, dem Cranium angehörende Abschnitt muss seine Lage an der entsprechenden Stelle des Gehirnrohres behalten, um die Cranialwände zu bilden. Der ventrale Abschnitt des Metamers, welcher das Skelet und die Muskulatur des verschobenen Visceralbogen liefert, wird distalwärts wandern. Wenn die Verschiebung des Bogens während der Phylogenie bedeutend war, muss eine Kontinuitätslösung zwischen den ventralen und dorsalen Abschnitten der Metamere in den frühesten Stadien entstehen. Bei schwach verschobenen Bogen werden wir vielleicht in frühen Stadien den Process der Kontinuitätslösung noch beobachten können. Alles hängt davon ab, in wie weit die Ontogenie der Visceralbogen konservativ sich verhält. Bei stark verschobenen Bogen ist die ganze Rekapitulation des phylogenetischen Processes kaum zu erwarten. Aus den früheren Betrachtungen ergab sich, dass die Verschiebung des Hyoidbogens keine große sein konnte. Es ist also a priori zu vermuthen, dass die Ontogenie seines Metamers keine große Abweichung von dem normalen Entwicklungstypus des Mandibularbogens zeigen wird. Dieser Vermuthung entspricht in der That die Entwicklung des Hyoidbogenmetamers.

Im Stadium *J* steht das dorsale Stück des dritten Somits mit der Zellmasse des Hyoidbogens in Verbindung. Mit dieser letzteren verbindet sich auch das distalwärts liegende vierte Dorsalstück. In diesem Stadium sind also die Somite 3 und 4 nicht vollständig von einander getrennt, wie es aus Fig. 1 und 2 VAN WIJHE's ersichtlich ist. Das fünfte Dorsalstück verbindet sich mit dem Mesoderm des dritten Visceralbogens; es scheint also, als ob dem Hyoidbogen zwei Somite im Sinne VAN WIJHE's (oder nach meiner Auffassung zwei Dorsalstücke), das dritte und vierte, angehören. Allein die weiteren Entwicklungsvorgänge zeigen, dass es sich in der That anders verhält. Im Stadium *J* zerfallen die Somite in Sclerotome und Myotome. Die Verhältnisse des dritten Myotoms (Dorsalstück des Myotoms nach meiner Auffassung) sind von VAN WIJHE folgendermaßen beschrieben (pag. 9): »Die Wände des dritten Myotoms setzen sich nicht mehr in das Epithel, welches die Höhle des Hyoidbogens umschließt, fort«. Und weiter: »Bei einigen Embryonen aus dem Anfange dieses Stadiums scheinen beide Höhlen noch durch einen soliden Strang von zweifelhaftem Gewebe verbunden«. MARSHALL fand eine direkte Verbindung des dritten Myotoms mit der Höhle des Muskelsackes des

Hyoidbogens. VAN WIJHE fand keine direkte Verbindung der Höhlen, bemerkt aber Folgendes: »Weil aber in dem vorhergehenden Stadium die Wände des dritten Somits mit dem Mesodermepithel im Hyoidbogen, welcher jetzt die Hyoidhöhle umschließt, zusammenhängt, muss ich eine potentielle Kommunikation zugeben«. Aus diesen Angaben ist der Schluss zu ziehen, dass der dorsale und ventrale Abschnitt des Hyoidbogenmetamers nicht während der ganzen Entwicklungszeit ein einheitliches Ganze, wie das Mandibularmetamer bildet. Die beiden Abschnitte trennen sich in einem gewissen Stadium von einander. Es ist aber eine Verbindung in frühen Stadien sicher zu konstatiren. Wenn man in Betracht zieht, dass der Hyoidbogen, obgleich weniger als die distalen Bogen, aber doch verschoben ist, so ist die Trennung beider Abschnitte vollkommen verständlich. Sie berechtigt uns durchaus nicht, das dorsale proximal gebliebene Stück (drittes Myotom VAN WIJHE'S) und das ventrale distalwärts wandernde Stück als zwei verschiedene Gebilde zu betrachten. Beide Theile gehören ursprünglich einem Myotom an, welches einem Rumpfinyotom homodynam ist.

Der dorsale Abschnitt des dritten Myotoms, sowie der des zweiten, bildet einen Augenmuskel. Ventral kommuniziert die Höhle des Hyoidbogenmyotoms mit der Kopfleibeshöhle d. h. Perikardialhöhle. Weiter sagt VAN WIJHE pag. 12: »Die erste Kiementasche liegt im Stadium *J* nur mit ihrem vorderen Theil unter dem hinteren Theile des zweiten Somits; vor ihr befindet sich die Kieferhöhle; sie scheint mir ungezwungen in das Schema zu passen, nur muss man annehmen, dass sie ein wenig nach hinten gerückt ist, da sie größtentheils unter dem dritten Somit liegt. Letzteres ist ohne zugehörige Kiementasche«.

Auf Grund des oben Gesagten kann ein Kiemenspalt nicht als dem Somit angehörend betrachtet werden. Er ist eine Bildung, welche auf der Grenze zwischen zwei Somiten entsteht. MARSHALL fand ja, dass die Abgrenzung der Somite entsprechend den dorsalen Verlängerungslinien der Kiemenspalten stattfindet. Dasselbe ist auf den Zeichnungen von VAN WIJHE für den ersten Kiemenspalt zu konstatiren. Dieser letztere ist, wie ich nochmals wiederhole, proximal von einem Somit begrenzt, dessen ventraler Abschnitt in primitiven Lageverhältnissen zum Cranialmetamer steht. Distal ist er von einem Somit begrenzt, dessen ventraler Abschnitt etwas, aber nicht so stark wie die distalen Somite der funktionirenden Kiemenspalten verschoben ist. Da der Kiemenspalt auf die Grenze zwischen zwei Somite



fällt, so ist auch keine Veranlassung, für den dritten Somit einen Kiemenspalt zu suchen. Das dritte Somit begrenzt distalwärts den Spritzlochspalt.

Der Fehler von WILHE liegt in der künstlichen Trennung der dorsalen Abschnitte der Somite 2 und 3 und in der Deutung dieser dorsalen Abschnitte als vollständiger Somite. Für das zweite Somit ist diese Trennung sogar eine vollkommen willkürliche, denn sie findet während der ganzen Entwicklung nicht statt. Für das dritte Somit ist die Annahme einer Trennung ebenfalls unberechtigt, denn die Verbindung des dritten Myotoms mit dem Muskelschlauch des Hyoidbogens besteht unzweifelhaft in frühen Stadien. Diese Verbindung wird erst nachträglich gelöst.

In den distalen Visceralbogen ist eine Verbindung der dorsalen und ventralen Abschnitte der Myotome von VAN WILHE nicht beobachtet worden. Verfasser sagt Folgendes auf pag. 11: »Die Höhle des vierten, fünften und sechsten Visceralbogens kann also nie mit derjenigen eines Somits (oder eines Myotoms) in Verbindung stehen, denn jede dieser Höhlen ist ein abgeschnürtes Stück der sekundären, und nicht wie diejenige des Kiefer-, Hyoid- und ersten Kiemenbogens, der primären Leibeshöhle.« Diese Erscheinung ist vollkommen verständlich: der vierte, fünfte und sechste Visceralbogen ist in der Phylogenie von der ursprünglichen Stelle seiner Artikulation mit dem Cranium distalwärts stark verschoben. Eine vollständige Rekapitulation des ganzen phylogenetischen Processes ist freilich in der Ontogenie nicht zu erwarten. Mir erscheint es überhaupt weit verständlicher, wenn der Gang der ontogenetischen Entwicklung einen direkteren Weg zum definitiven Organisationszustand einschlägt, als wenn er eine längere Reihe der phyletischen Zwischenzustände durchläuft. Es ist jedoch für diese verschobenen Bogen, wie es auch für den Hyoidbogen der Fall war, der primitive Zustand in der Ontogenie angegeben. Für die distalwärts liegenden Bogen ist eine Wanderung während der Ontogenie dadurch nachzuweisen, dass in frühen Stadien mehr Visceralbogen in die Region des Kopfes fallen als in den späteren Stadien.

Der Mandibularbogen, zum Theil auch der Hyoidbogen, steht in primitiven Verhältnissen zu den entsprechenden Cranialmetameren, und ihre Verhältnisse können daher für die betreffende Frage allein maßgebend sein. Das Metamer des Mandibularbogens, welcher in Bezug auf seine Lage zum Cranium sich primitiv verhält, zeigt uns aber ein Beispiel der Abweichung und abgekürzten Entwicklung in

anderen Beziehungen. Es ist kaum ein Zweifel möglich, dass der Mandibularbogen ein Kiemenbogen war; wenn dem so ist, so ist es wahrscheinlich, dass dieser Bogen phylogenetisch einst einen ähnlichen Entwicklungszustand hatte, wie die distalen Bogen. Allein ontogenetisch erscheint dieser Bogen, von den ersten Stadien der Entwicklung an, gegenüber den anderen Bogen in hypertrophischer Anlage. Es ist ein Beispiel der abgekürzten Entwicklung, durch welche die Zeit der Entwicklung mittels einer hypertrophischen Anlage verkürzt wird. Auf Grund dieser Erscheinung werden wir jedoch die Homodynamie des Mandibularbogens mit den distalwärts liegenden Bogen nicht in Abrede stellen können.

Wir haben oben die starke Volumentwicklung des Mandibularbogens als eine der Ursachen der distalen Verschiebung der übrigen Visceralbogen angesehen. Von den frühesten Stadien der embryonalen Entwicklung an ist also eine der Ursachen der Dislokation der distalwärts liegenden Bogen gegeben. Wir können daher nicht erwarten, dass die ventralen und dorsalen Abschnitte der distalen Metamere ihre gegenseitige Lage zu einander behalten können. Hier mag an eine Äußerung GEGENBAUR's erinnert werden. Auf pag. 329 (7) ist Folgendes zu lesen. »Wenn die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Craniota nicht gestattet, die Folgerungen zu ziehen, welche ich aus dem Baue des Selachierkopfes ziehen musste, so liegt der Grund einfach darin, dass mit der individuellen Entwicklung des Kopfes alle jene Faktoren in Thätigkeit treten, welche auch phylogenetisch umgestaltend wirkten, so dass, je weiter ein Zustand phylogenetisch zurückliegt, er um so weniger ontogenetisch repräsentirt erwartet werden darf.«

Ein Blick auf BALFOUR's Stadien von *B* bis *N* zeigt selbst mit Interpolation des Stadiums *J* von VAN WIJHE zwischen die Stadien *I* und *K* doch die Stadien der Reihe durch ziemlich große Lücken von einander getrennt. Man kann daraus schließen, dass bei einer reicheren Stadienauswahl und unter Anwendung des ausgezeichneten Modellierungsverfahrens von BORN oder der Kombinationszeichnungen nach FRORIEP man vielleicht hoffen kann, einige Phasen der distalen Wanderung der hinteren Kiemenbogen noch näher zu demonstrieren. In primitiven Verhältnissen wird die Branchiomerie mit der Mesomerie zusammenfallen und die Reihenfolge der Dorsalstücke (Somite im Sinne VAN WIJHE's), vom zweiten an, der Reihenfolge der Visceralbogen entsprechen. Die Reihenfolge der Abgrenzungen zwischen den Dorsalstücken entspricht der Reihenfolge der Kiemenspalten. Die

beobachtete Verbindung des dritten und vierten Dorsalstückes mit dem Mesoderm des Hyoidbogens spricht nicht dagegen. Wie oben gesagt, zeigt das Myotom des Hyoidbogens in späten Stadien eine nachweisbare Verbindung mit dem dritten Dorsalstück. Was aber das vierte und fünfte Myotom (Dorsalstück) betrifft, so ist mir sehr unwahrscheinlich, dass diese Myotome jemals aus dem Zustande von dorsalen Somiten kommen. VAN WIJHE sagt pag. 9: »Das vierte Myotom liegt, wie das vierte Somit des vorigen Stadiums, unter der Ohrblase und über der zweiten Kiementasche; es ist höchst rudimentär, seine Grenzen sind unbestimmt und fangen an, aus ihrem Verband sich zu lösen. Gegen das Ende dieser Periode verschwindet es gänzlich, während seine Stelle von embryonalem Bindegewebe eingenommen wird.« Mir scheint ein Myotom mit unbestimmten Grenzen ein höchst bedenkliches Ding zu sein. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Myotome, welche diesen Somiten entsprechen müssen, ausschließlich in dem zweiten und dritten Visceralbogen (Ventralstücken) gebildet werden. Jedenfalls ist die Frage interessant, warum das Dorsalstück 6 ein unzweifelhaftes und lange bestehendes Myotomstück bildet, die dorsalen Stücke 4 und 5 dagegen längere Zeit rudimentär bleiben.

Wenn die oben erörterten Betrachtungen dem Leser überzeugend erscheinen, so ist es überflüssig, die Existenz einer nach VAN WIJHE während der Phylogenie verschwundenen Kiemenspalte, welche dem dritten Somit angehören sollte, zu diskutieren. Da der dritte Kiemenspalt nicht einem Somit, sondern der Grenze zwischen zwei Somiten entsprechen soll, so gehört auf Grund dieses Satzes der Grenze zwischen dem zweiten und dritten Metamer der Spritzlochspalt an, der Grenze zwischen dem dritten und vierten der zweite Kiemenspalt an etc. Die anderen Gründe, welche VAN WIJHE für den Schwund eines Kiemenspaltes anführt, sind schon im Kapitel III besprochen.

Was das erste Somit betrifft, so sagt VAN WIJHE auf pag. 12 Folgendes: »Es bleibt uns jetzt noch die Frage zu beantworten, ob auch unter dem hinteren Theil des ersten Somites eine Kiementasche angenommen werden kann?« Der Verfasser kommt zu dem Schlusse, dass die betreffende, dem ersten Somit angehörende Kiementasche, die Mundöffnung bildet und dass diese letztere also durch Verschmelzung zweier seitlicher Kiemenspalten entstanden ist. Er diskutiert die gegen diese Ansicht erhobenen Einwände: 1) die unpaarige Anlage des Mundes: 2) die Bildung des Mundes durch eine Invagina-



tion des Ektoderms. Ich stimme vollkommen mit dem Verfasser überein, dass diese Einwände gegen seine Ansicht keine gewichtigen sind, muss jedoch bemerken, dass diese, mit besonderer Vorliebe von DOHRN kultivierte Meinung, zu den haltlosesten morphologischen Spekulationen gehört. Die Entstehung der Mundöffnung durch eine mediale Verbindung zweier Kiemenspalten lässt sich phylogenetisch gar nicht mit genügender Einfachheit denken. Der Haupteinwand besteht aber darin, dass die ganze Hypothese überflüssig ist. Der Visceralbogen, welcher dem ersten Somit angehören soll, ist bei manchen Selachiern sehr gut entwickelt; das ist eben der zweite Labialknorpelbogen. Es genügt eine solche Form wie *Seymnus* zu betrachten, um den Labialknorpelbogen als einen echten Visceralbogen zu deuten. Wenn der Visceralbogen vorhanden ist, so war auch wahrscheinlich der entsprechende Kiemenpalt an der Grenze zwischen erstem und zweitem Metamer vorhanden, und lag während der phyletischen Entwicklung zwischen dem Labialknorpel und dem Mandibularbogen.

Eine weitere Entwicklung der Ansichten von VAN WIJHE gab AHLBORN (48); er fasste den Satz von VAN WIJHE, dass die Myomeren der Visceralbogen den Wänden der Leibeshöhle des Rumpfes homodynam sich verhalten, als richtig auf. Außerdem stellte er den neuen Satz auf, dass die Branchiomerie nicht mit der Mesomerie zusammenfällt. Er verbreiterte die Folgerungen dieses letzten Satzes auf die Morphologie der Cranialnerven. Auf pag. 324 stellt Verfasser die Frage auf: »In wie fern besitzen die Hirn- und Spinalnerven eine segmentale Natur im Sinne der Theorie GEGENBAUR'S?« Auf Grund der angenommenen Verschiedenheit zwischen Branchio- und Mesomerie, sowie aus dem Grunde, dass er nur die Dorsalstücke der Somite nach VAN WIJHE als homodynam den Urwirbeln des Rumpfes betrachtet und die Visceralbogen für Gebilde der Kopfleibeshöhle hält, kommt Verfasser zu dem folgenden Schlusse (pag. 327): »Im Ganzen genommen müssen wir daran festhalten, dass die Nerven der Medulla oblongata der cranioten Wirbelthiere im Allgemeinen einen segmentalen Charakter, wie die Spinalnerven, nicht besitzen. Zwar werden die Rudimente der Kopfsomite von diesen Nerven mit versorgt, aber in demselben Maße, wie die segmentale Mesomerie des Kopfes durch die von ihr unabhängige Branchiomerie, sowie durch die Entwicklung der drei höheren Sinnesorgane und des Schädels reducirt erscheint, finden wir an Stelle der segmentalen Neuromerie eine complicirte dysmetamere Bildung, die nicht mehr

in erster Linie die primäre Mesomerie wiederholt, sondern an eine Reihe anderer, vom Entoderm und Ektoderm abhängiger Bedingungen geknüpft ist.« Da ich die Grundthesen der Auffassung aus eben erörterten Gründen für unhaltbar betrachte, so widerspreche ich auch in allen Punkten der Schlussfolgerung des Verfassers.

Die Vergleichung zwischen Cranial- und Spinalnerven ist für primitive Formen vollkommen berechtigt. Der Metamerie der Cranialnerven entspricht vollkommen die Metamerie der Spinalnerven. Die Innervationsterritorien der Cranialnerven (Visceralbogen) entsprechen vollkommen den Innervationsterritorien der Spinalnerven (Metameren des Rumpfes).

Meine Untersuchungen über die drei ventralen Wurzeln, welche bei *Acipenser* zwischen N. spinalis I und Vagus entspringen, haben gezeigt, dass nur der proximalste dieser Nerven in den Querschnittsebenen des Vagusaustrittes entspringt. Die zwei distalwärts liegenden Nerven kommen nicht in das Austrittsgebiet des N. vagus zu liegen. In proximaler Richtung werden diese Nerven schwächer. Bekanntlich variiert die Zahl der betreffenden Nerven bei verschiedenen Selachiern. STANNIUS (3 pag. 83) fand bei *Spinax* und *Carcharias* zwei solcher Nerven, GEGENBAUR drei bis vier bei *Hexanchus*, BALFOUR fand bei *Scyllium* bloß einen (33 pag. 196). Da diese Nerven bei *Acipenser* nur aus den medialen Fasern der ventralen Wurzeln bestehen, und da die ventrale Wurzel des N. spinalis I eine verminderte Anzahl lateraler Fasern erhält und die dorsale Wurzel sowie das Ganglion rudimentär sind, so gelange ich zu dem Schlusse, dass zwischen den betreffenden Nerven und dem N. spinalis II ein deutlich ausgesprochener Übergangszustand in die Verhältnisse des N. spinalis I zu erkennen ist. Die betreffenden drei Nerven können nicht als ventrale Wurzeln des Vagus, wie GEGENBAUR früher meinte, aufgefasst werden, weil der Vagus aus den vorderen Hörnern Fasern bekommt, welche seine eigentliche ventrale Wurzel darstellen. Mir scheint die Ansicht BALFOUR's (33 pag. 205), dass die betreffenden drei Nerven zu den Spinalnerven und nicht zum Vagus zu rechnen seien, das Richtige zu treffen. Diese Spinalnerven haben ihre dorsalen Wurzeln, sowie den lateralen Komponenten der ventralen eingeblüßt. Unter den von BALFOUR für seine Ansicht angegebenen Gründen ist jedoch ein Grund unrichtig, jener nämlich, dass bei Cranialnerven keine ventralen Wurzeln vorhanden sein könnten.

Die proximalen Spinalnerven verlieren also ihre dorsalen Wur-

zeln, sowie die lateralen Komponenten der ventralen. Die proximalsten gelangen in die Querschnittsebenen des Austritts der distalen Vagusfasern. Aus FRORIEP's Untersuchungen 73 wissen wir, dass in einem bestimmten Stadium der Vögelentwicklung (Huhn, der dritte Halsnerv eine dorsale Wurzel und ein Ganglion besitzt. Proximal von diesem Nerv sind noch vier Nerven vorhanden, welche keine dorsalen Wurzeln haben. Die drei proximalsten entspringen in den Querschnittsebenen des Vagusaustritts (Taf. XXIII Fig. 3<sup>2</sup>, 4<sup>2</sup>). Daraus folgt, dass bei Vögeln eine größere Zahl von ventralen Wurzeln in die Austrittsebenen des Vagus zu liegen kommt, als bei Selachiern und Ganoiden. Es ist daraus der Schluss zu ziehen, dass bei den Vögeln der Einschluss von Spinalnerven in die Vagusregion weiter fortgeschritten ist, als bei primitiveren Formen der Selachier und Ganoiden.

Bei Säugethieren (71) finden wir proximal vom Spinalis I drei Nervenstämme. Ein jeder Stamm wird durch einige Stämmchen gebildet. Alle drei Stämme bilden den Hypoglossus. Bei einigen Embryonen besteht der distale Stamm aus einer dorsalen und ventralen Ganglien tragenden Wurzel. Bei anderen Embryonen fand FRORIEP noch ein proximalwärts liegendes rudimentäres Ganglion 72. Ein Ganglion bildete er bei Schafsembryonen, zwei Ganglien bei Rindsembryonen ab. Das ganze System der besprochenen Nerven liegt in den Austrittsebenen des Vagus. Das Ganglion spinale I ist schwächer entwickelt als das Ganglion spinale II, und das Ganglion Hypoglossi noch schwächer als das Ganglion spinale I (71 pag. 293. FRORIEP glaubt, dass der Hypoglossus der Säuger im Minimum aus drei Nerven, vielleicht aber aus einer größeren Anzahl sich bildet 71 pag. 295). Bei Selachiern und Vögeln sind weder Ganglien noch dorsale Wurzeln an den Nerven, welche in den Austrittsebenen des Vagus entspringen, zu beobachten. Da eine Neubildung solcher Wurzeln oder von Ganglien an den entsprechenden Nerven bei Säugethieren mir schwer denkbar erscheint, eben so wie die Möglichkeit, dass die Säuger in Bezug auf das Vorhandensein dorsaler Wurzeln sich primitiver als die Selachier verhielten, so muss ich annehmen, dass die betreffenden Nerven der Säuger, welche Ganglien tragen und in den Austrittsebenen des Vagus entspringen, den ventralen Nerven der Selachier nicht homolog sind. Alle Verhältnisse der betreffenden Nerven zeigen meiner Meinung nach, dass von niederen Formen an bis zu den höheren eine immer größere Anzahl von Spinalnerven in das Ursprungsgebiet des Vagus eingreift. Außerdem



ist bei niederen Formen nicht eine Zusammensetzung dieser Nerven aus getrennten Bündeln mit solcher Deutlichkeit ausgesprochen, wie bei höheren Wirbelthieren. Das lässt vermuthen, dass bei höheren Formen in jedem Stamm nicht ein Nerv, sondern ein ganzer Nervenkomplex vor uns liegt. Am deutlichsten ist diese Zusammensetzung aus einzelnen Stämmen bei Säugern ausgesprochen.

Alle diese räthselhaften Verhältnisse deuten auf einen allmählichen Einschluss distaler Neuromeren und Mesomeren in die Oblongata und in die Occipitalregion des Schädels<sup>1</sup>. So fasst auch FRORIEP die Vorgänge auf; sie accumuliren sich, wie es scheint, von niederen bis zu den höheren Formen. Bei den primitiven Formen sind sie eben so zu beobachten, da sie aber im Vergleich mit den höheren nicht so scharf ausgesprochen erscheinen, ziehe ich den Schluss, dass alle diese Vorgänge gar nicht gegen einen genetischen Unterschied zwischen Cranial- und Spinalnerven sprechen.

FRORIEP sagt, dass das topographische Verhalten des Vagus zum Hypoglossus unverständlich ist, wenn man nicht annimmt, »dass die beiden Nerven verschiedener Herkunft sind« (71 pag. 296). In einer späteren Arbeit nimmt der Verfasser eine tiefgreifende genetische Verschiedenheit der beiden Nerven an (72 pag. 2, 52). Er nimmt an, dass der Hypoglossus und Vagus nur das mit einander gemein haben, dass sie beide Nervenkomplexe darstellen. Der Hypoglossus ist aber ein Komplex von Spinalnerven, der Vagus ein Komplex von segmentalen Kopfnerven. Weiter auf pag. 3 stützt sich der Verfasser auf eine Folgerung der oben berührten unbegründeten Hypothese BALFOUR's und sagt, »dass die Kopfnerven, wenn sie vermuthlich niemals zweiwurzelige Spinalnerven gewesen sind, auch nicht auf solche zurückgeführt werden können«. Im Laufe meiner Arbeit ward aber nachgewiesen, dass die Cranialnerven bestimmt aus zwei Wurzeln nach Art der Spinalnerven sich bilden. Nach dem Verfasser sind die Reduktionsprocesse in den distalen Abschnitten des Vagus und proximalen des Hypoglossus nur verständlich an der Berührungsfläche zweier ursprünglich differenter mehr und mehr in einander aufgehender Bestandtheile des Organismus. Durch diesen letzten Satz schließt FRORIEP das Cranium aus jedem genetischen Zusammenhange mit den Gebilden der Wirbelsäule vollkommen aus.

<sup>1</sup> »Einschluss« scheint mir hier kein präciser Ausdruck zu sein. Die proximalen Mesomeren erleiden bekanntlich bei den betreffenden Vorgängen eine Atrophie, werden also nicht »eingeschlossen«.

Auf Grund des oben Gesagten besteht zwischen den topographischen Verhältnissen des Hypoglossus zu der Austrittsstelle des Vagus bei verschiedenen Formen ein wichtiger Unterschied. Bei Selachiern und Ganoiden gelangen die ventralen Wurzeln nicht so weit in die Austrittsregion des Vagus, wie bei höheren Wirbelthieren. Daraus folgt, dass diese Verhältnisse bei primitiven Formen erst im Anfange ihrer Ausbildung begriffen sind. Diese Verhältnisse entstehen also erst dann, wenn das Cranium und die Wirbelsäule, Gehirn und Rückenmark schon different von einander geworden sind. Ich sehe also keinen Grund, zwischen Cranial- und Spinalnerven einen genetischen Unterschied anzunehmen, da beide Nerven, wie oben besprochen, homodyname Territorien innerviren, sich aus dorsalen und ventralen Wurzeln zusammensetzen, Ganglien tragen, kurz in allen Punkten mit einander zu vergleichen sind. Eine genetische Verschiedenheit beider Nervenkatégorien kann ich also nicht darauf begründen, dass bei den heute lebenden primitiven Formen in der Occipitalregion des Cranium Assimilations- und Zusammenschiebungsprocesse verlaufen, bei welchen die Austrittsebenen der Spinalnerven in die Austrittsebenen der Cranialnerven hineingreifen.

Die gegen die Homodynamie der Cranial- und Spinalnerven auf die Unterschiede der Entwicklungsvorgänge dieser Nerven basirten Einwände, wie sie in den Arbeiten von FRORIEP, sowie von BEARD (43) aufgeführt sind, muss ich vorläufig ohne Besprechung lassen, bis ich einige auf die Ontogenie der Cranialnerven gerichtete Untersuchungen zum Abschlusse gebracht haben werde. Hier erlaube ich mir nur zu bemerken, dass ich bei Knochenfischen in einem gewissen Stadium eine Fusion des Ganglion Gasseri mit dem Ektoderm auffand. Bekanntlich fand BEARD dasselbe bei Selachiern und bei den Vögeln. Daraus folgt also, dass der Trigeminus keinen ontogenetischen Unterschied gegenüber anderen Cranialnerven aufweist, wie das FRORIEP auf Grund der Beobachtungen an Säugern meinte. Außerdem verstehe ich die Fusion des Ganglion Gasseri mit dem Ektoderm als eine Bethheiligung des letzteren an der Bildung des Ganglion. Nach der Lösung der Fusion bleibt kein Gebilde auf der Fusionsstelle, welches als ein Sinnesorgan gedeutet werden könnte. Unter Bethheiligung des Ektoderms bilden sich auch mehrere Äste des Nerven.

Eine Äußerung von SAGEMEHL (11 pag. 197) mag hier am Orte sein. Sie geht dahin, dass die Thatsachen, welche ein Aufgehen von Wirbeln in die Occipitalregion des Schädels andeuten, gar nicht

zu Gunsten der sogenannten »Wirbeltheorie« des Schädels sprechen. »Die Bildung des Primordialcranium ist schon bei Selachiern, ja vielleicht bei Cyclostomen, vollkommen abgeschlossen.« Alle ontogenetischen Angaben, welche das Aufgehen einer größeren oder kleineren Zahl von Wirbeln in die Occipitalregion bei verschiedenen Formen darthun, werden mit der Thatsache des schon entstandenen Craniums zu rechnen haben.

## VI. Die Struktur des Cerebellum und des Mittelhirnes.

Indem ich zur Schilderung der Struktur des Cerebellum übergehe, muss ich an die im ersten Kapitel geschilderten äußeren Verhältnisse des Organs erinnern. Dort ist auch die Terminologie, welcher ich folgen werde, angeführt.

Ein Querschnitt aus der Gegend, wo die sogenannten Pedunculi cerebelli in die dorsolateralen Abschnitte des Körpers übergehen, zeigt, dass das Cerebellum aus zwei Hauptgeweben besteht (Fig. 54). Die seitlichen Wülste bestehen aus Körnergewebe (*Kg*), welches auch für das Cerebellum anderer Wirbelthiere genau bekannt ist. Das Körnergewebe der Seitenwülste geht kontinuierlich in die mediale Schicht der Pedunculi über und setzt sich ventralwärts fort. Der Kiel, sowie die centralen Theile des Körpers bestehen aus dem zweiten charakteristischen Komponenten der Cerebellumstruktur, aus dem Rindengewebe (*Rg*). Dieses letztere geht dorsal in die äußere Schicht der Pedunculi über. Beim Sterlet, sowie bei Knochenfischen ist keine lokalisierte Markschicht (Markgewebe) vorhanden. Auf der Grenze zwischen Körner- und Rindengewebe befindet sich eine Schicht, deren Grundgewebe weniger kompakt erscheint. In diesem Grundgewebe sind große, meist spindelförmige Zellen eingebettet (*Pz*). In der Gegend der Pedunculi bilden diese Zellen zwei, stellenweise drei Reihen. Ihre Längsachsen sind im Allgemeinen radial zur Peripherie der Pedunculi gerichtet. Jede Zelle sendet einen, manchmal zwei Fortsätze in der Richtung des Körnergewebes, wo sie sofort verschwinden. Ein Fortsatz läuft gegen das Rindengewebe, wo er sich auf äußerst charakteristische Weise verzweigt. Der Fortsatz sendet unter spitzen Winkeln Zweige aus. Die Verzweigungen finden hauptsächlich in ein und derselben Ebene statt. Die Verzweigungsebene hat an verschiedenen Stellen des Cerebellum eine verschiedene Richtung, so dass man auf Quer- oder Längsschnitten einer Serie, nicht an allen Stellen des Cerebellum, das Bild der



Verzweigungen trifft. Aus der Beschreibung dieser Zellen ist ersichtlich, dass dieselben PURKINJE'sche Zellen sind. Es ist bekannt, dass die birnen- oder retortenförmigen Zellen von PURKINJE nur für höhere Wirbelthiere charakteristisch sind. Bei Fischen haben diese letzteren eine mehr verlängerte oder Spindelform und bilden mehrere auf einander liegende Reihen (vgl. Fig. 62, 59 etc.). In den dorsalen Abschnitten des Cerebellum befindet sich auf jeder Seite eine Anhäufung von PURKINJE'schen Zellen. In dem Rindengewebe des centralen Theiles, sowie des Kieles trifft man unregelmäßig zerstreute Zellen, welche das Aussehen der Zellen von PURKINJE haben; man findet aber nicht die für PURKINJE'sche Zellen charakteristischen Verzweigungen ihrer Fortsätze.

Der Schilderung der geweblichen Zusammensetzung des Cerebellum muss ich eine kurze histologische Beschreibung der Gewebe vorausschicken. Das Körnergewebe besteht aus Zellen mit einem runden, sich lebhaft färbenden Kern und einer sehr spärlichen Lage ihn umgebenden Protoplasmas. Auf Schnitten bemerkt man an den meisten Zellen das Protoplasma nicht, weil es gewöhnlich an zwei entgegengesetzten Polen der Zellen sich ansammelt. Es ist daher nur bei günstiger Seitenlage der Zelle auf dem Schnitte sichtbar. Diese Körnerzellen liegen in feinkörnigem Grundgewebe eingebettet, in welchem man in verschiedenen Richtungen verlaufende Fäserchen unterscheiden kann. Stellenweise liegen die Körner dichter, z. B. in der vorderen Peripherie der Pedunculi. Hier ist das Grundgewebe auf ein Minimum reducirt. An anderen Stellen, z. B. auf den seitlichen Wülsten (*W*), liegen sie zerstreuter. Wie schon gesagt, verändert sich das histologische Bild des Rindengewebes je nach der Richtung der Schnitte. Für alle Richtungen des Schnittes besteht das Grundgewebe aus einer äußerst feinkörnigen Substanz. Wenn man bei starker Vergrößerung (HARTNACK 8) das Rindengewebe z. B. an der Stelle *n* des Präparats (Fig. 54) betrachtet, so findet man das Gewebe aus zwei Systemen von marklosen feinsten Fasern bestehen, welche sich unter rechtem Winkel kreuzen (Taf. XXII Fig. 80). Die Fasern des einen Systems verlaufen parallel der äußeren Peripherie des Schnittes. Diese Fasern sind sehr fein und in peripherischen Schichten feiner als in centralen. Die Fasern des anderen Systems verlaufen radial zur Peripherie des Schnittes. Sie verzweigen sich unter spitzen Winkeln und sind zweifellos als Fortsätze der PURKINJE'schen Zellen zu betrachten. Je mehr die Verzweigungen sich der Peripherie nähern, desto feiner werden sie.

Sie können aber bis zur Peripherie verfolgt werden und man sieht dabei, dass die Fäserchen sich umbiegen und die Richtung des vorher beschriebenen Systems annehmen. Außer diesen Bestandtheilen findet man im Rindengewebe spärlich zerstreute Zellen, welche von mindestens drei verschiedenen Formen sind. Die Beschreibung dieser Zellen hat aber ein ausschließlich histologisches Interesse.

Vorübergehend will ich bemerken, dass auf Präparaten, welche nicht durch Paraffin oder Celloidin behandelt, sondern mit nassem Messer geschnitten wurden, sehr schöne radiäre Stützbalken, ähnlich denen, welche von BERGMANN und von Anderen für höhere Wirbelthiere beschrieben worden sind, beobachtet werden können.

Die Struktur des Rindengewebes im centralen Theile und im Kiele des Cerebellum hat eine etwas andere Beschaffenheit. Die charakteristische, faserige, regelmäßige Struktur ist verwischt. Die Menge der feinkörnigen Grundsubstanz ist dagegen vergrößert. In dieser Substanz kreuzen sich die Fortsätze der PURKINJE'schen Zellen in verschiedenen Richtungen. Stellenweise verlaufen hier markhaltige Fasern, zu deren näherer Beschreibung ich später komme.

Von den dorsolateralen Abschnitten des Cerebellum geht das Rindengewebe ununterbrochen in die Pedunculi über (Taf. XX Fig. 54). Wie oben bemerkt, bilden die Pedunculi zwei bogenförmig nach vorn konvex verlaufende Wülste. Diese gehen dorsal in die seitlichen Theile des Cerebellum über und setzen sich nach hinten in den oben als Fimbria (*Fi*, bezeichneten Anhang fort. Ventral gehen die Pedunculi in den dorsalen Abschnitt der Wände des Ventriculus IV über (Fig. 53 *CL*, *Kg*). Der Strang des Rindengewebes folgt der Form der Pedunculi und verläuft bogenförmig, ventral zu den dorsalen Abschnitten der Oblongata. Hier angelangt, verläuft der Rindenstrang ventral vom Lobus trigemini und setzt sich ununterbrochen, ohne seine Struktur wesentlich zu ändern, bis zur Austrittsstelle des Glossopharyngeus in distaler Richtung fort. Diesen Strang habe ich oben als Cerebellarleiste bezeichnet (Fig. 48—50 *CL*). Der Rindenstrang ist nicht der einzige Komponent der Pedunculi. Sie bestehen auch zum Theil aus Körnergewebe. Das Körnergewebe der Seitenwülste sowie der Fimbria bildet in der Gegend der Pedunculi ein einheitliches Ganze. Es setzt sich, der medialen Seite der Pedunculi folgend, bis zu den Wänden des Ventriculus IV fort (Fig. 54 *Kg*). Der Rindenstrang der Pedunculi ist schmaler als die medial liegende Körnerlage, in Folge dessen bestehen die vorderen und die hinteren Theile der Pedunculi aus Körnergewebe. Ein

Horizontalschnitt zeigt diese Verhältnisse der beiden Gewebe zu einander (Taf. XXII Fig. 77 *Kg*, *CL*).

An der Stelle, wo die Pedunculi distal umbiegen und als Cerebellarleisten sich weiter fortsetzen, trennt sich die Körnerlage in zwei Abschnitte. Der ventrale Abschnitt zertheilt sich allmählich in einzelne Inseln, welche zwischen den Faserbündeln der dorsolateralen Stränge liegen (Fig. 54 *Kg*). Die ventrale Körnerlage setzt sich nur bis zu den Querschnittsebenen des Lobus trigemini fort. Der dorsale Abschnitt bedeckt die Cerebellarleiste und setzt sich weiter distal fort, wo er allmählich durch die Struktur des Lobus trigemini ersetzt wird. Es ist also hervorzuheben, dass das Rindengewebe des Cerebellum sich bedeutend weiter distalwärts als das Körnergewebe in die Oblongata fortsetzt.

Im Körper und in der Valvula zertheilen sich die Gewebe des Cerebellum folgendermaßen. Die hintere Peripherie der Pedunculi setzt sich in die Fimbria fort. Der laterale Theil der Fimbria besteht aus Körnergewebe, der mediale aus Rindengewebe (Fig. 52, 53). Aus Körnergewebe mit großer Menge von Grundsubstanz bestehen auch die seitlichen Wülste (*W*). Proximal setzt sich das Körnergewebe der Seitenwülste ununterbrochen in die Valvula fort, wo es die seitlichen Theile des ventralen Blattes bildet. An der Umbiegungsstelle des ventralen Blattes in das dorsale geht das Körnergewebe in die lateralen Seiten des dorsalen Blattes über, wo es allmählich endet, ehe es die Stelle erreicht, wo das dorsale Valvulablatt in das Tectumgewölbe umbiegt (Fig. 55—58). Das Rindengewebe des Körpers und des Kieles des Cerebellum setzt sich proximal in die Valvula fort, wo es den centralen Theil und den Kiel des ventralen sowie des dorsalen Blattes bildet. Der Kiel behält seine Struktur und erreicht die Stelle, wo das dorsale Blatt der Valvula in das Tectumgewölbe sich umbiegt (Fig. 55). In den distalen Abschnitten des dorsalen Theiles des Körpers ist ein stark entwickeltes Querfasersystem, welches das Körnergewebe der Fimbria beider Seiten mit einander verbindet (Fig. 52 *FS*).

In den dorsalen Abschnitten des Körpers des Cerebellum sind zu beiden Seiten Anhäufungen von PURKINJE'schen Zellen vorhanden (Fig. 54 *Pz*). Diese Anhäufungen liegen an der Grenze zwischen Körner- und Rindengewebe. Die Zellen bilden hier etwa drei unregelmäßige Reihen. Sie senden ihre Fortsätze in das dorsale Rindengewebe, wo sie sich auf gewöhnliche Weise verzweigen. Die ventral gerichteten Fortsätze dieser Zellen laufen durch das Körner-



gewebe und nehmen zwei Richtungen an. Die der medialen Zellen verlieren sich in das Fasersystem, welches zwischen Körnerschicht und dem Epithel der ventralen Oberfläche des Cerebellum liegt (Fig. 54 *F'S'*). Das System dieser Fasern ist ungefähr bis zur Medianlinie der seitlichen Wülste des Cerebellum zu verfolgen. Die Fortsätze der lateralen Zellen verlieren sich in das System der Fasern, welche entlang der medialen Peripherie der Pedunculi zwischen Körnergewebe und Epithel verlaufen. In der hinteren Peripherie des Körpers des Cerebellum sind die bilateralen Gruppen der PURKINJE'schen Zellen längs der Ansatzstellen der Fimbria angeordnet. In den hintersten Abschnitten verbinden sich die rechte und linke Gruppe der Zellen. Proximal von den Pedunculi sind keine lokalisierten Zellgruppen vorhanden. In den centralen Abschnitten des Rindengewebes, wie im distalen Theile des Körpers bestehen unregelmäßig zerstreute Zellen. Diesen Zellen begegnet man durch die ganze Länge der Valvula; im dorsalen Blatte in größerer Menge.

Die lateralen Gruppen der PURKINJE'schen Zellen setzen sich in ventraler Richtung in die Pedunculi fort (Fig. 54). Sie bilden eine Zellsäule, welche an der Grenze zwischen Rinden- und Körnerschicht liegt (Taf. XXII Fig. 77 *Pz*). An der Stelle, wo die Pedunculi in die horizontal liegende Cerebellarleiste übergehen, wird die Zahl der Zellen etwas kleiner, und sie theilen sich in zwei Gruppen (Fig. 49). Die eine liegt dorsal-medial (*Pzd*), die andere ventral-medial (*Pzv*) von der Cerebellarleiste. Die dorsale Gruppe endet in den Querschnittsebenen der hinteren Peripherie des Lobus trigemini. Die ventrale Gruppe setzt sich distalwärts fort bis zu den Querschnittsebenen zwischen den Austrittsstellen des N. 1. lateralis und Glossopharyngeus, ohne ihre Struktur zu ändern. In diesen Ebenen vermindern sich allmählich die Zellen an Zahl und werden dabei kleiner. Die Querschnittsoberfläche der Cerebellarleisten verkleinert sich ebenfalls. Die distale Grenze der Cerebellarleiste, sowie der Zellen von PURKINJE ist die Austrittsstelle des Glossopharyngeus (Fig. 48).

Die Struktur der Cerebellarleiste ist die des Rindengewebes des Cerebellum. Auf Querschnitten sieht man, dass die Leiste die konvexe dorsale Oberfläche des dorsolateralen Stranges bedeckt. Der mediale Rand der Leiste ist abgerundet, der laterale umgreift die seitliche Oberfläche des dorsolateralen Stranges und endet allmählich, sich verschmälernd. Auf Querschnitten besteht das Grundgewebe der Leiste aus feinkörniger, einförmig durch Pikrokarmine rosa

sich färbender Substanz (Taf. XXI Fig. 61). In dieser Substanz befinden sich zerstreute Zellen desselben Charakters wie im Rindengewebe des Cerebellum. Ein charakteristisches Aussehen bekommt der Querschnitt der Leiste durch die Verästelungen der Fortsätze der PURKINJE'schen Zellen. Diese Fortsätze durchziehen in querer Richtung eine große Strecke des dorsolateralen Stranges (*DL*), ehe sie die ventrale Oberfläche der Leiste erreichen. In der Substanz der Leiste angelangt, bilden sie reiche Verästelungen, welche die ganze Dicke der Leiste durchsetzen. In den peripherischen Schichten der Leiste sind die terminalen Verästelungen sehr fein. Die Umbiegung dieser Fortsätze entzieht sich auf Querschnitten, wird aber an Längsschnitten wahrgenommen.

An nicht geschrumpften Präparaten kann man in den seitlichen Theilen der Leisten besondere Fasern beobachten, welche die Leiste in querer Richtung auf eine kurze Strecke durchsetzen. Diese Fasern entspringen von eigenthümlichen konischen Gebilden, welche an der Peripherie der seitlichen Theile der Leiste ventral von der Insertionsstelle der membranösen Decke des Ventrikels liegen. Diese Gebilde sind eng an die Arachnoidalmembran gebunden und werden gewöhnlich an geschrumpften Präparaten mit dieser letzteren abgerissen. Sie erscheinen gewöhnlich blass gefärbt, mitunter findet man an einigen einen Kern. Die Spitze der Coni ist gegen die Cerebellarleiste gerichtet und sendet einen Fortsatz in die Substanz der Leiste hinein. Diese Gebilde gehören offenbar in die Kategorie der BERGMANN'schen Stützfasern. In der Gegend der Lobi trigemini sind sie leichter zu beobachten.

Ein Querschnitt der Cerebellarleiste aus der Gegend des Lobus trigemini hat eine etwas andere Struktur; hier sind, wie oben gesagt, zwei Gruppen von PURKINJE'schen Zellen vorhanden, eine dorsale und eine ventrale (Taf. XX Fig. 49, 50). Die Zellen der beiden Gruppen senden ihre Fortsätze in die Substanz der Leiste aus. Die ventro-lateralwärts verlaufenden Fortsätze der dorsalen Gruppe treffen unter spitzem Winkel die dorso-lateralwärts gerichteten Fortsätze der ventralen Gruppe. In Folge dieser Anordnung der Fortsätze scheint es, als ob die Cerebellarleiste der betreffenden Gegend aus zwei Abschnitten bestände, welche durch die Richtung ihrer Faserung sich von einander unterscheiden. Da die Faserung in den medialen Abschnitten der Leiste am wenigsten ausgesprochen ist, so ist auch dieser mediale Abschnitt dorsal wie ventral ungefähr von derselben Struktur.

Auf dünnen Horizontalschnitten der Cerebellarleiste erscheint statt der feinkörnigen Grundsubstanz der Querschnitte ein System äußerst feiner, längsverlaufender markloser Fasern. Die Querschnitte dieser feinen Fasern verursachen die Körnelung der Grundsubstanz der Querschnitte. Diese Fasern sind in medialen Abschnitten der Leiste dicker als in den lateralen. Proximal werden im Allgemeinen die Fasern dicker. Dieses Längsfasersystem kreuzt sich unter rechtem Winkel mit den Fortsätzen der PURKINJE'schen Zellen. Zur Untersuchung des Verhaltens dieser letzteren zu den Längsfasern der Leiste bedarf man schräg zur Horizontalebene gerichteter Schnitte. Auf solchen Schnitten findet man, dass die Terminalverästelungen der Fortsätze sich umbiegen und die Richtung des Längsfasersystems nehmen. Es ward mir sehr wahrscheinlich, dass diese umgebogenen Fasern das Hauptkontingent der Längsbahnen des Systems bilden.

Als Hauptresultat meiner Untersuchungen über die Struktur des Cerebellum hebe ich die Thatsache hervor, dass jene Struktur sich distalwärts in die Region der Oblongata fortsetzt. Für Knochenfische und Selachier war das schon von verschiedenen Seiten angegeben (40 pag. 48; 66 pag. 81; 57 pag. 498). Die distale Grenze, bis zu welcher die Cerebellarstruktur sich bei Selachiern erstreckt, ward von VIAULT bezeichnet. Sie liegt an der Austrittsstelle des Trigemini: bei Knochenfischen (Cyprinoiden), entsprechend den Angaben von MAYSER, bedeckt die Rindenschicht das Tuberculum acusticum. Aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass diese Verhältnisse bei verschiedenen Formen variiren. Es ist aber keine Form bekannt, bei welcher die Cerebellarstruktur so weit wie beim Sterlet distalwärts reichte. Wenn man die große Übereinstimmung der äußeren Struktur der Oblongata bei Knorpelganoiden und Hexanchus in Betracht zieht, so lässt sich vermuthen, dass bei dieser letzteren Form auch eine weite distalwärts reichende Cerebellarleiste vorhanden sein möchte. Vielleicht ist sie bei dieser Form noch weiter distal verfolgbar. Bis jetzt liegen keine Untersuchungen darüber vor. Die innige Verbindung, welche zwischen Cerebellum und Medulla oblongata bei primitiven Formen nachzuweisen ist, berechtigt die Vermuthung, dass wir es hier mit einem primitiven Charakter zu thun haben. Es erscheint demnach denkbar, dass das streng von der Oblongata differenzirte Cerebellum der höheren Wirbelthiere durch allmähliche Reduktion der Cerebellargebilde der Oblongata und durch eine allmähliche Konzentration dieser Gebilde im differenzirten Hinterhirne der höheren Wirbelthiere entstehen konnte. Bei einer all-



mählichen Reduktion der distalen Abschnitte müssen jedoch diejenigen Bahnen, welche die Cerebellargebilde der Oblongata mit distal liegenden Abschnitten des centralen und peripherischen Nervensystems verbinden, erhalten bleiben. Wenn der Reduktionsprocess im Sinne der geäußerten Vermuthung ging, so müssen diese Bahnen einen Längsfaserstrang bilden, welcher eine der reducirten Cerebellarleiste entsprechende Lage haben müsste. Für einen Theil der ungekreuzten Cerebellumbahnen — die Cerebellumseitenstrangbahn — lässt sich im Rückenmark höherer Wirbelthiere eine entsprechende Lage zu den dorsalen und ventralen Wurzeln der Nerven, wie sie die Cerebellarleiste zu den Fasern der dorsalen und ventralen Wurzeln des Trigeminus II bei Acipenser besitzt, nachweisen. Die Cerebellarleiste verläuft zwischen den dorsalen und ventralen Wurzelfasern des Trigeminus II (Fig. 50 *T II d*, *T II v*). Ebenfalls zwischen den dorsalen und ventralen Wurzeln der Spinalnerven verläuft die Seitenstrangbahn im Rückenmarke.

Dieser Auffassung, welche bei den primitivsten Formen einen innigen Komplex der Cerebellargebilde mit der Oblongata wahrscheinlich machen will, steht aber eine gewichtige Thatsache entgegen, nämlich das Verhalten der dorsalen Wurzel des Facialis, welche ventral von der Cerebellarleiste verläuft. Das Verhalten des Vagus und Glossopharyngeus ist auch nicht recht verständlich. Es ward so eben erörtert, dass die Cerebellarleisten Längsbahnen enthalten. Ein Übergang von transversalen Fasern der Nervenwurzeln von der dorsalen Oberfläche der Leiste auf die ventrale und umgekehrt kann nur unter der Voraussetzung einer Kontinuitätsstörung der Längsbahnen der Leiste geschehen. Der Vorgang lässt sich also vorläufig nicht nach Art einer kontinuierlich vor sich gehenden Umwandlung denken. Ferner erscheinen die Selachier, Ganoiden und Knochenfische mit ihrem stark entwickelten Cerebellum im scharfen Gegensatz zu den Amphibien und manchen Reptilienformen, welche ein sehr schwach entwickeltes Cerebellum haben. Es könnten demnach das Cerebellum der ersten Formen und das Cerebellum der höheren Wirbelthiere heterophyletisch-isomorphe Gebilde sein, welche nicht mit einander direkt zu vergleichen sind. Ich hielt es nicht für überflüssig, die vorhergehende Vermuthung zu äußern, da vielleicht bei weiterer Untersuchung Thatsachen sich ergeben können, welche die soeben angeführten Schwierigkeiten beseitigen.

Ich gehe jetzt zur Schilderung der Verbindungen des Cerebel-

lum mit anderen Gehirnabschnitten über. Dabei bemerke ich, dass das Studium dieser Verbindungen beim Sterlet weitaus weniger positive Resultate liefert als an Knochenfischen. Die sehr vollständigen und genauen Resultate, welche MAYSER an Cyprinoiden gewonnen hat und welche ich im Ganzen bestätigen kann, sind schwer auf Ganoiden auszudehnen. Es hängt wohl zum Theil davon ab, dass diese Verbindungen bei Knorpelganoiden einen mehr indifferenten, histologisch weniger individualisirten Charakter haben als bei Knochenfischen. Zum Theil aber beruht die Schwierigkeit der Untersuchung in der Richtung der Bahnen, welche aus dem Cerebellum zur Oblongata verlaufen. Der Form der Pedunculi folgend, bilden die Faserbahnen lange, stark lateral und proximal konvexe Bogen. Es ist daher äußerst schwer, eine Schnittrichtung zu wählen, bei welcher größere Fasermassen in ihrer Verlaufebebene getroffen wären.

In den Querschnittsebenen des Glossopharyngeus erscheint der distale Abschnitt der Cerebellarleiste. Die PURKINJE'schen Zellen dieser Gegend sind klein, sie senden ihre Fortsätze in die Leiste. Von der ventralen Seite gelangen zu diesen Zellen Fasern, welche aus den seitlichen Abschnitten der Lobi vagi kommen. In proximalen Ebenen wird dieses Fasersystem noch durch Bogenfasern verstärkt, welche aus den ventralen Abschnitten der Oblongata kommen (Fig. 474f). Ein Theil der Fasern geht höchst wahrscheinlich in die ventralen Fortsätze der Zellen von PURKINJE kontinuierlich über. Ein anderer Theil umkreist die Zellgruppe von der medialen Seite und gelangt in die Substanz der Leiste. In den Austrittsebenen des N. 1. lateralis sind die angegebenen Verhältnisse viel deutlicher. Es ist hier leicht zu konstatiren, wie ein Theil der Bogenfaserbündel aus der Raphe kommt, ein anderer Theil aus der grauen Substanz der Vorderhörner, also aus ungekreuzten Bahnen besteht. An dieser Stelle ist auch leicht zu beobachten, dass nicht alle Fasern dieses Systems mit den PURKINJE'schen Zellen in Verbindung treten und dass ein beträchtlicher Theil direkt zu der Leiste gelangt. An dieser Stelle hört allmählich der Faserzufluss aus dem Lobus vagi auf. Es ist hier die Stelle, wo der Lobus eine faserige Struktur annimmt und sich als dorsale Wurzel des Facialis fortsetzt.

In den proximalen Ebenen der Austrittsstelle des N. 1. lateralis liegt der distale Abschnitt des Lobus trigemini. Ventro-medial vom Lobus erscheint die dorsale Gruppe der PURKINJE'schen Zellen. Ein Theil der Bogenfasern dieser Gegend, welche zu der ventralen Gruppe der Zellen gelangen, umkreist medial die Cerebellarleiste und ge-

langt zur dorsalen Gruppe. Ein Theil davon endet in den Zellen dieser Gruppe, ein anderer Theil geht direkt in die Leiste hinein. Das Verhalten der Zellen von PURKINJE in der Gegend des Lobus trigemini ist schon oben beschrieben. In der Gegend, wo die Cerebellarleiste sich dorsalwärts wendet, um in den Rindenstrang der Pedunculi überzugehen, sieht man, dass die lateralen Bogenfasern, in einzelne feine Bündel getheilt, das Gewebe der Leiste durchziehen und in dem dorsolateralen Abschnitte der Körnersubstanz sich verlieren (Fig. 53). In derselben Gegend, etwas proximal und ventral zwischen den Faserbündeln des dorsolateralen Stranges, erscheinen, wie oben gesagt, einzelne Inseln von Körnersubstanz; die Fasern des dorsolateralen Stranges zertheilen sich in einzelne Bündel: sie folgen der Richtung der Pedunculi und steigen in dorsaler Richtung, indem sie durch die vorderen Abschnitte der Körnersubstanz der Pedunculi verlaufen (Fig. 55 *Dl*). Einige Faserbündel werden dabei feiner, andere bleiben gleich dick und bilden, wie es scheint, die Systeme von Querkommissuren, welche den Körper des Cerebellum durchziehen. Es ist mir jedoch niemals gelungen, ein Faserbündel vom Pedunculus kontinuierlich in dem Körper des Cerebellum zu verfolgen.

Ein vollkommen deutliches Verhalten zum Cerebellum weist das System  $\gamma$  auf; wie oben gesagt, verbindet sich dieses in der Querschnittsebene der vorderen Abschnitte der Pedunculi mit einem gangliösen Körper (Fig. 55 *Rk*). Die Grundsubstanz dieses Körpers ist feinkörnig; nur in den peripherischen Schichten lässt sich eine feinste Faserung unterscheiden. In dieser Grundsubstanz sind ziemlich spärliche Zellen mittlerer Größe zerstreut. Die Lage und die Ähnlichkeit der Struktur des Körpers weisen auf die nächste Verwandtschaft mit dem Rindenknoten der Knochenfische (55 pag. 318). In den distalen Abschnitten entspringt aus dem Rindenknoten das absteigende System der dorsalen Facialiswurzel: in proximalen Abschnitten gelangt zu ihm das System  $\gamma$ . In proximalen Ebenen entspringen von der medialen Seite des Knotens zwei Bündel feinsten markhaltiger Fasern (*Kvt*). Diese verlaufen medial und treten in den Körper des Cerebellum, wo sie eine Kreuzung mit den Fasern der anderen Seite bilden. Das weitere Schicksal der durchkreuzten Fasern konnte ich nicht ermitteln. Diese Kreuzung entspricht höchst wahrscheinlich der von MAYSER beschriebenen Kreuzung der sekundären Vagus-Trigeminusbahn der Knochenfische.

Ventro-medial vom Rindenknoten findet man einige Längsbündel



markhaltiger Fasern (*ff*). In distaler Richtung gesellt sich ein Theil dieser Fasern zu der dorsalen Wurzel des Trigeminus I. Ein anderer Theil verläuft distal und lässt sich nicht weiter verfolgen. Proximal dagegen sind diese Fasern, wie oben gesagt, bis zur Basis des Tectum opticum zu verfolgen.

Proximal von der so eben beschriebenen Kreuzung (*Act*) wird die Substanz des Rindenknötens durch ein System von markhaltigen Fasern durchkreuzt. Diese Fasern kommen aus den Seitensträngen der Oblongata und bilden eine Kreuzung im ventralen Blatte der Valvula. Proximal findet sich eine zweite Kreuzung. Die Fasern der letzteren sind von verschiedener Herkunft. Ein Theil kommt vom Rindenknöt, ein anderer Theil kommt von einer Ansammlung von grauer Substanz der seitlichen Wand des Aquaeductus Sylvii. Es ist das der von mir vermuthete Trochleariskern. Etwas medial vom Rindenknöt und in nächster Umgebung von der soeben beschriebenen Kreuzung besteht eine Ansammlung von kleinen Nervenzellen, welche ein Fasersystem in der Richtung des Kieles der Valvula entsenden.

Proximal von dieser Stelle befindet sich in den seitlichen Theilen der Oblongata ein stark entwickeltes gangliöses Gebilde (Taf. XXI Fig. 57 *G'*). Die Längsfasern der Seitenstränge werden durch ein stark entwickeltes Balkensystem von feinkörniger Grundsubstanz, durch welche die feinsten marklosen Fasern laufen, in einzelne Bündel getheilt. In den Balken trifft man eine Anzahl von spindelförmigen Nervenzellen mittlerer Größe. Dorso-medial konvergiren die Balken zu einer bedeutenden Ansammlung von grauer Substanz, aus welcher zwei Bündel (*bb*) markloser Fasern entspringen und im dorsalen Theile der Valvula sich zerstreuen. In der Querschnittsebene der Kreuzung der aus dem Rindenknöt kommenden Fasern und lateral von diesen findet man ein System feinsten Bogenfasern, welche von den lateralen Abschnitten der Oblongata emporsteigen, den Rindenknöt lateral umkreisen und in die seitlichen Abschnitte der Körnersubstanz der Valvula sich zerstreuen. An der proximalen Grenze des unten beschriebenen Ganglion interpedunculare (Fig. 56 *G'*) befindet sich die stark entwickelte Kreuzung, welche in ihrer Lage der sogenannten Commissura ansulata der Knochenfische entspricht (Fig. 56, 57 *Can*). Die durchkreuzten Fasern steigen dorsalwärts und bilden zwei Systeme. Das mediale zerstreut sich in der Körnersubstanz des ventralen und dorsalen Blattes der Valvula; das laterale gelangt zum Tectum opticum (Fig. 57 *Can*<sup>1</sup>, *Can*<sup>2</sup>). In den Quer-

schnittsebenen des Oculomotoriuskernes findet man ein System von sehr feinen Fasern, welches aus dem dorsalen Blatte der Valvula zur grauen Substanz des Kernes verläuft (Taf. XXI Fig. 58 *Vo*).

Auf Sagittal- und Horizontalschnittserien beobachtet man einige Längsfaserzüge, welche den Körper des Cerebellum mit der Valvula verbinden (Taf. XXII Fig. 77 *rs*). Eine Verbindung des Cerebellum mit dem Lobus infundibuli konnte ich beim Sterlet nicht finden.

Die unteren Oliven und das Stratum zonale. Die von mir untersuchten Cyprinoiden (Tinca, Abramis, Gobio) zeigten in Bezug auf die unteren Oliven im Ganzen dasselbe Verhalten, wie es MAYSER beschrieben hat (55 pag. 321). Ich konnte mich jedoch nicht überzeugen, dass die aus den Oliven kommenden Fasern sich in der Raphe kreuzen, ehe sie das Stratum zonale bilden. Ich finde vielmehr Folgendes: aus den lateralen Abschnitten der Oblongata verlaufen in den peripherischen Schichten Fasern, welche ventral in der Raphe eine Kreuzung mit den entsprechenden Fasern der entgegengesetzten Seite bilden. Die Fasern der linken Seite z. B. kreuzen die Raphe, verschwinden in der Substanz der rechten Olive. Aus dem lateralen Abschnitte der letzteren entspringen Fasern, welche Längssysteme bilden. Sie verlaufen lateralwärts von den Bogenfasern, welche zu den Oliven gelangen. Dieses System ist das Stratum zonale.

Die proximale Grenze der Oliven liegt bei Tinca in den Querschnittsebenen gleich proximal von der Austrittsstelle des Vagus. Nach vorn zu hört der Zufluss neuer Fasern zum Stratum zonale auf. Die Fasern durchlaufen eine lange Bahn, ehe sie das Körnergewebe des Cerebellum erreichen. Ein Theil der Fasern des Stratum zonale von Tinca gesellt sich ganz bestimmt zu der sekundären Vagus-Trigeminusbahn.

Beim Sterlet erscheinen die spindelförmigen Zellen, welche die unteren Oliven darstellen, etwas distal von den Austrittsebenen des Vagus. Ihre proximale Grenze liegt in den Austrittsebenen des Glossopharyngeus (Taf. XX Fig. 46, 48 *no*). Das Verhalten der Zellen zu den Bogenfasern ist eigentlich dasselbe wie bei Knochenfischen. Die durchkreuzten Fasern gelangen zu den Zellen der Oliven, ein Theil wird durch diese Zellen unterbrochen, ein anderer nicht. Das letzte Verhalten beim Sterlet scheint von den Knochenfischen abzuweichen. Es ist freilich nicht leicht zu bestimmen, ob alle Fasern des betreffenden Systems bei Knochenfischen von Zellen unterbrochen werden oder nicht. Die kompakte Struktur der Oliven

der Knochenfische erschwert diese Beobachtung. Die aus den Oliven lateral austretenden Fasern des Stratum zonale gruppieren sich beim Sterlet nicht in einzelne, durch ihre Struktur charakterisirte Längsbündel, wie es bei Knochenfischen der Fall ist, sondern verschwinden zwischen den anderen Längsfaserbahnen der seitlichen Theile der Oblongata. Ich konnte also nicht das Stratum zonale vom Sterlet bis zum Cerebellum verfolgen.

### Das Mittelhirn.

Schon aus der makroskopischen Beschreibung des Mittelhirnes von *Acipenser* war ersichtlich, dass dieser Gehirnabschnitt einfacher als bei Knochenfischen organisirt ist. Die *Tori semicirculares* Halleri fehlen bei *Acipenser* fast vollständig. Für Gebilde, welche schwache Rudimente jener *Tori* darstellen können, halte ich die zwei Verdickungen der Basis des Mittelhirnes (*III*) (Taf. XXI Fig. 58). Entsprechend den äußeren einfacheren Verhältnissen zeigt auch die Struktur des Mittelhirnes einen weit indifferenten Charakter als bei Knochenfischen. Das Hauptkontingent der Bahnen besteht aus marklosen Fasern oder aus solchen Bahnen, welche von den umgebenden histologisch nicht differenzirt sind. Daher wird auch die Untersuchung der Verbindungen einzelner Theile unter einander äußerst erschwert. Derselbe indifferente Zustand ist auch im Vorderhirne vor Allem durch die schwache Differenzirung der Fasersysteme der *Commissura interlobularis* ausgesprochen.

In den Querschnittsebenen, welche proximal von der Austrittsstelle des Trigeminus II liegen, ist in den ventralen Abschnitten der Oblongata zu jeder Seite der Raphe eine Ansammlung feinkörniger Substanz vorhanden (Taf. XX Fig. 52, 54, 56 *Gv*). In der Gegend der Austrittsstelle des Trigeminus I erscheinen in dieser Grundsubstanz spärlich zerstreute Zellen. Die Lage des Gebildes, sowie dessen Struktur charakterisirt es als Ganglion interpedunculare. Beim Sterlet hat das Ganglion eine größere distal-proximale Ausdehnung, als bei Knochenfischen. Wie bei diesen letzteren, trifft man an der proximalen Grenze des Ganglion die *Commissura ansulata* (*Can*) (Fig. 57). In distalen Ebenen gelangen zur ventralen Oberfläche des Ganglion periphere Systeme von Bogenfasern. Ein Theil dieser Fasern kreuzt sich in der Raphe mit den entsprechenden Fasern der anderen Seite und endet im Ganglionabschnitte der entgegengesetzten Seite. Ein anderer größerer Theil der Bogenfasern



endet ohne Kreuzung im Ganglionabschnitte derselben Seite. Über die Herkunft dieser Bogenfasern kann ich wenig sagen. Es scheint, dass die Fasern aus dem Körnergewebe der Pedunculi cerebelli kommen, die Beobachtung ist jedoch unsicher. Dorsal vom Ganglion interpedunculare geschieht die Kreuzung der dicken Fasern der Längsbahnen der seitlichen Theile der Oblongata. In den Querschnittsebenen, welche den Rindenknotten treffen, erscheint in beiden seitlichen Hälften des Ganglion dorsal und ventral eine mehr kompakte centrale Masse von Grundgewebe (Fig. 55). In Folge dessen bekommt der Querschnitt des Ganglion das auch für Knochenfische charakteristische Aussehen. Er besteht aus vier Inseln kompakter feinkörniger Grundsubstanz, welche durch ein Kreuz von lockerem Gewebe von einander abgegrenzt sind. Die mediale Abgrenzung besteht aus feinen Stützfasern der Raphe, die horizontale aus feinsten Querfasern. Aus den proximalen Abschnitten des G. interpedunculare verlaufen proximalwärts die MEYNERT'schen Bündel, zu deren Schilderung ich noch kommen werde.

Proximal von den Querschnittsebenen der Kreuzung der Rindenknottenfasern (*Krt*) wird das G. interpedunculare allmählich durch die stark entwickelte Kreuzung der Commissura ansulata auf den Schnitten ersetzt. Die Fasern, welche diese Commissur bilden, können in zwei über einander liegende Abschnitte getheilt werden. Die des dorsalen Abschnittes scheinen nach der Kreuzung sich in einen Theil der Längsbahnen der seitlichen Theile der Mittelhirnbasis umzuwandeln. Die Fasern des ventralen Abschnittes steigen von der Kreuzungsstelle dorsalwärts; sie verlaufen in die peripherischen Schichten der seitlichen Theile des Mittelhirnes dorsal und zerfallen wieder in zwei Abschnitte. Der laterale (*Can*<sup>2</sup>) geht zum Tectum opticum, der mediale (*Can*<sup>1</sup>), wie oben gesagt, zerstreut sich in der Valvula (Taf. XXI Fig. 57). Diese letzteren Fasern erinnern an das Verhalten des intermediären Systems der Knochenfische (MAYSER 55 pag. 347). In den Querschnittsebenen des Oculomotorius verschwindet allmählich der dorsale Abschnitt der Kreuzung der Commissura ansulata. Der ventrale Abschnitt setzt sich noch proximal fort. In diesen Ebenen gelangen jedoch die Fasern nur zum Tectum opticum. Die Herkunft der Fasern, welche die Commissura ansulata des Sterlet bilden, ist sehr schwer aufzuklären. Ein Theil kommt sicher aus den ventralen Abschnitten der Medulla oblongata und verläuft, ehe er die Kreuzungsstelle erreicht, zu beiden Seiten des G. interpedunculare (horizontale Serien). Die Anzahl dieser Fasern

ist aber zu klein, um allein die mächtige Kreuzung der Commissura ansulata zu bilden. Aus distal schräg abfallenden Schnitten kann man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, dass ein Theil der durchkreuzten Fasern, wie gesagt, in die Mittelhirnbasis gelangt und allmählich sich zerstreuende Längsbahnen bildet.

*N. trochlearis*. Auf Querschnitten des Gehirnes von *Tinea* und *Gobio* befindet sich der Trochleariskern im innigsten Konnex mit dem Kerne des Oculomotorius. Die dorsal liegenden Zellen des Trochleariskernes setzen sich proximal in das Gebiet des Oculomotoriuskernes fort und sind histologisch von den Zellen dieses letzteren nicht zu unterscheiden. Nach MAYSER (pag. 354) sind bei Forellen und *C. carpio* die Kerne beider Nerven von einander getrennt. Die Lage beider Kerne, sowie den Verlauf der austretenden Fasern fand ich den Angaben von MAYSER entsprechend. Der Trochleariskern liegt dorsal vom hinteren Längsbündel, unmittelbar unter dem Epithel des Aquaeductus Sylvii. Die austretenden Fasern umkreisen dorsal das Gewölbe des Aquaeductus und bilden eine Kreuzung mit den Fasern der entgegengesetzten Seite. Die durchkreuzten Fasern verlaufen bogenförmig durch die Substanz des Übergangsganglion von vorn nach hinten und treten ventral vom Torus Halleri aus. In den proximalen Querschnittsebenen der Commissura ansulata, dorsal und medial vom hinteren Längsbündel, liegen die Oculomotoriuskerne. Der größte Theil der Fasern des Nerven verläuft ungekreuzt in dicken Bündeln, welche die proximalen, schon stark aufgelockerten Fasern der *C. ansulata* durchbrechen. Die Fasern, welche aus dem ventralen Abschnitte des Kernes austreten, kreuzen sich in der Raphe, entsprechend den Angaben von MAYSER.

Diese klaren Verhältnisse des *N. trochlearis* bei den Knochenfischen sind beim Sterlet bei Weitem nicht so klar. Distal vom Oculomotoriuskern befindet sich eine getrennt liegende Ansammlung von Nervenzellen (Fig. 57 *Tr*%). Ihr Charakter ist derselbe wie der der Oculomotoriuszellen, sie liegen dorsal vom hinteren Längsbündel, unmittelbar unter dem Epithel des Aquaeductus. Die Fasern, welche aus diesem Kerne entspringen, verlaufen dorsalwärts und umkreisen die seitlichen Wände des Aquaeductus. An der Übergangsstelle der seitlichen Theile der Valvula in die seitlichen Theile des Gehirnrohres angelangt, wendet sich ein Theil dieser Fasern lateral und verschwindet zwischen den Längsbahnen dieser Gegend. Ein anderer Theil wendet sich medial, tritt in die Substanz des ventralen Blattes der Valvula, wo er dorsal vom Kiele mit den Fasern der entgegenge-

setzten Seite eine Kreuzung bildet. Das weitere Schicksal dieser durchkreuzten Fasern konnte ich nicht ermitteln.

Nach Analogie der Knochenfische musste die betreffende Nervenzellengruppe als Trochleariskern, die Kreuzung der medialen Fasern als Kreuzung des Trochlearis aufgefasst werden. Bei Knochenfischen liegt die Trochleariskreuzung proximal von der Kreuzung der sekundären Vagus-Trigeminusbahn. Eine entsprechende Lage hat die Kreuzung beim Sterlet in Bezug zur Kreuzung *Krt* (Fig. 55). Allein diese Vermuthung wird durch das peripherische Verhalten der Nervenbahnen widerlegt.

Auf Sagittal-, sowie auf Transversalschnitten ist zu finden, dass die Trochlearisfasern eine Kreuzung bilden, welche zwischen dem dorsalen und ventralen Blatte der Valvula in den distalen Abschnitten stattfindet (Taf. XVIII Fig. 17 *Tk*). Die Fasern kommen aus dem Körnergewebe der seitlichen Theile des ventralen Blattes, wo sie bis zum Kerne nicht weiter zu verfolgen sind. Nach der stattgefundenen Kreuzung gelangen die Fasern der rechten Seite auf die linke, verlaufen in der Rinne zwischen der hinteren Peripherie des Lobus tecti optici und der vorderen Peripherie des Pedunculus und treten als feiner Trochlearisnerv aus. Die Querschnittsebenen, in welchen die letzte Kreuzung stattfindet, liegen weit distal von der zuerst beschriebenen Kreuzung. Die Lage der soeben beschriebenen Kreuzung, welche unzweifelhaft dem Trochlearis angehört, ist durchaus verschieden von der Lage der Trochleariskreuzung bei Knochenfischen, welche, wie die zuerst beschriebene Kreuzung des Sterlet, in den ventralen und nicht in den dorsalen Abschnitten der Valvula stattfindet. Zur Aufstellung der Vermuthung, dass ein Theil der Fasern des Nerven an einer Stelle, der andere Theil an einer anderen sich kreuzt, liegt mir kein genügendes Beobachtungsmaterial vor.

Es sind drei scharf begrenzte, durch ihr histologisches Verhalten charakterisirte Längsfasersysteme vorhanden, welche beim Sterlet das Mittelhirn mit der Oblongata verbinden (Taf. XXI Fig. 57).

Das eine System liegt ventral ( $S_1$ ) und besteht aus einigen Bündeln von feinen markhaltigen Fasern mit vielen marklosen dazwischen. Dieses System ist von querverlaufenden Fasern der Commissura ansulata umgeben. Ich konnte es in distaler Richtung nur bis zu den Querschnittsebenen des Trigeminus I verfolgen. Hier vermindert sich das marklose Fasernkontingent des Systems und es verliert daher seinen unterscheidenden histologischen Charakter von



den umgebenden Bahnen. In proximaler Richtung steigt die Zahl der marklosen Fasern des Systems und die Zahl der markhaltigen vermindert sich. Ich schließe daraus, dass die Fasern des Systems in den distalen Ebenen Markscheiden bekommen. In proximaler Richtung verläuft das System bis zu den distalen Abschnitten des Lobus infundibuli. Während dieses Verlaufs werden die Fasern immer feiner. Beim Lobus angelangt, wendet sich das System ventral und zerstreut sich in den distalen Abschnitten der Lobi. Das System bekommt einen Zufluss von feinen marklosen Fasern, welche von dorsalwärts liegenden Abschnitten der Basis des Mittelhirnes kommen.

Ein zweites Längssystem liegt dorsal von dem soeben beschriebenen und besteht ausschließlich aus feinen marklosen Fasern ( $S_2$ ). Distal in den Ebenen der Kreuzung (*Kvt* Fig. 55) zerlegt sich das System in einzelne Bündel. Ein Theil seiner Fasern bekommt Markscheiden und verliert daher seinen unterscheidenden Charakter. Die letzten marklosen Bündel des Systems sind bis zu den Austrittsebenen des Trigeminus I zu verfolgen, wo sie ventral vom System  $\gamma$  und dorsal von der austretenden ventralen Wurzel des Nerven verlaufen. Proximal endet das System in einen gangliösen Körper, welcher an der Übergangsstelle des Mittel- und Vorderhirnes liegt (Taf. XXI Fig. 63, 59, 60 *Pth*).

Dorsal und etwas lateral von dem soeben beschriebenen System verläuft das dritte ( $S_3$ ). Es besteht aus ziemlich dicken markhaltigen Fasern. In proximaler Richtung verlieren die Fasern ihre Markscheiden. Das System zerstreut sich in die Verdickungen der Basis des Mittelhirnes, welche ich als Rudimente der *Tori Halleri* auffasse (*TH*). Das soeben beschriebene System halte ich seiner Lage, sowie seinen Verbindungen nach für das seitliche Bündel, welches FRITSCH (66 pag. 75) bei Knochenfischen beschrieben hat.

Lobus infundibuli. Die Wände des Lobus infundibuli bestehen aus feinkörniger, durch Pikrokarmine blassrosa sich färbender Grundsubstanz, welche sehr an die Grundsubstanz des Rindengewebes des Cerebellum erinnert (Taf. XVIII Fig. 19). In den peripherischen Schichten ist dieses Grundgewebe kompakt, nur bei starken Vergrößerungen kann man eine sehr feine faserige Struktur unterscheiden. Die Fasern verlaufen parallel zur Oberfläche des Lobus. In centralen Schichten ist die Faserung deutlicher ausgesprochen und besteht hier aus zwei Fasersystemen. Die Fasern des einen verlaufen, wie in den peripherischen Schichten, parallel

der Oberfläche des Lobus. Das andere System kreuzt das erste unter rechtem Winkel, besteht also aus radiär zur Oberfläche des Lobus gerichteten Fasern. Diese letzteren Fasern verlaufen aus einer Gewebeschiicht, welche die innere Oberfläche des Lobus bekleidet (*Ks*). Diese Schicht besteht aus einigen Reihen runder Zellen, welche sehr an die Körnerzellen des Cerebellum erinnern. Sie sind nur etwas größer als die letztgenannten. Das schwache Plasmafeld, welches den runden Kern dieser Zellen umgiebt, ist stärker entwickelt als bei den Körnerzellen. Es gelingt mitunter, die Fortsätze dieser Zellen bis zu den Fasern des radialen Systems zu verfolgen. Die innere Oberfläche des Lobus ist von Flimmer-epithel bekleidet. In der faserigen Schicht sind rundliche Zellen spärlich zerstreut, sowie eigenthümliche stäbchenförmige Kerne, welche wahrscheinlich den Gerüstsubstanzgebilden angehören.

In den ventralen Abschnitten der Wände des spaltförmigen Kanals, welcher den Lobus infundibuli mit dem Mittelhirnventrikel verbindet, befindet sich zu beiden Seiten ein gangliöser Körper (Taf. XXI Fig. 63 *Gli*), welcher aus großen Zellen besteht. Aus jedem Ganglion entspringt ein markloses Fasersystem, welches distal verläuft und dorsal vom Lobus infundibuli in einzelne Bündel sich zerstreut (Taf. XVIII Fig. 19 *Sgli*). Ein Theil dieser Bündel verliert sich in den distalen Abschnitten der Lobi, ein anderer Theil ist auf Sagittalserien bis zu dem dorsalen Blatt des Saccus vasculosus zu verfolgen. Zu dem soeben beschriebenen System gesellt sich noch ein ziemlich dickes Bündel von marklosen Fasern, welches in proximalen Ebenen aus einer Ansammlung von kleinen Nervenzellen sich sammelt. Diese Nervenzellen liegen dorsal von dem zuerst beschriebenen Ganglion und ventral von den MEYNERT'schen Bündeln unmittelbar unter dem Ventrikelepithel (auf den Figuren nicht dargestellt). Der Lobus steht in stark entwickelten Verbindungen mit dem Vorderhirne, auf welche ich zurückkomme.

Der ventrale Abschnitt der distalen Wand des Lobus geht in die dünne Epithelwand des Saccus vasculosus über, wobei zu bemerken ist, dass die faserige Schicht der Wand an der Übergangsstelle sich ganz allmählich verdünnt, so dass ein Theil der Faserbahnen in die Wand des Saccus verläuft (Taf. XVIII Fig. 17 *Se*). Diese Fasern gehören zu dem soeben beschriebenen System (*Sgli*). Über den Saccus vasculosus, dessen Struktur für die Knochenfische genau bekannt ist, ist nicht Vieles zu sagen. Es ist ein breiter, stark vascularisirter, gefalteter Sack, dessen Wände innerlich von

einer Epithelschicht bekleidet sind. Die Epithelzellen sind cylindrisch, von einer eigenthümlichen Form. Das Studium dieses Epithels erfordert eine besondere histologische Methode.

Die discoidal abgeflachte Hypophysis des Sterlet besteht aus zwei vollständig von einander abgetrennten Abschnitten (*Hy* und *Hy'* Fig. 17). Der distale wird durch drei oder vier Lobuli gebildet: in jeden Lobulus geht ein dickes Bündel markloser Fasern hinein, welches zu der ventralen Wand des Lobus infundibuli gelangt und zwischen den einzelnen Schläuchen der Hypophysis sich verzweigt. Diese Faserbündel sind fast bis zu der Peripherie des Organs verfolgbar. Jeder Schlauch ist von mehreren Schichten spindelförmiger Epithelzellen ausgekleidet. Die Schläuche des vorderen Abschnittes der Hypophysis sind durch Epithelgewebe desselben Charakters bekleidet. Nervöse Faserbündel fand ich zwischen den einzelnen Schläuchen dieses Abschnittes nicht. Die Interstitien zwischen den Schläuchen sind nur durch Bindegewebsfortsätze ausgefüllt. Der distale und proximale Abschnitt der Hypophysis stehen dorsal durch eine dünne Epithellamelle mit einander in Verbindung.

Die Commissura posterior des Sterlet besteht wie bei Knochenfischen aus drei Abschnitten (Taf. XXI Fig. 63 *Cp*). Den distalen Abschnitt bilden dicke Markfasern; auf Sagittalseerien kann man sie auf eine kurze Strecke bis zur Basis des Mittelhirnes verfolgen. Dieser Theil der Commissur ist eine Kreuzung. Proximal ist ein System von sehr feinen markhaltigen Fasern zu unterscheiden, welches aus einer Ansammlung von kleinen Nervenzellen zu kommen scheint, dorsalwärts von den MEYNERT'schen Bündeln. Die weiteren Schicksale dieser Fasern der Commissura posterior konnte ich nicht aufklären. Das dritte System ist das Commissuralsystem des Tectum opticum. Es wird später beschrieben werden (*Cto*).

Ganglion habenulae. Proximal vom G. interpedunculare und ventral von den quer verlaufenden Fasern der Commissura ansulata verlaufen zwei Längsstränge von marklosen Fasern, die Bündel von MEYNERT (Fig. 57 *Mb*). Ich konnte diese Bündel in distaler Richtung nur bis zur proximalen Grenze des G. interpedunculare verfolgen. Das Verhältnis dieser Bündel zum G. interpedunculare, sowie ihre Kreuzung, welche von MAYSER für Knochenfische genau beschrieben sind, konnte ich beim Sterlet nicht ermitteln. Das rechte Bündel ist weitaus stärker als das linke. Die Bündel verlaufen proximal und medial von den Fasern des austretenden Oculomotorius (Taf. XXI Fig. 55 *Mb*); sie steigen dabei allmählich in dorsaler



Richtung. An der Kommunikationsstelle des Mittelhirnventrikels mit der Höhle des Lobus infundibuli verlaufen die Bündel unmittelbar unter dem Epithel, welches die Wand des spaltförmigen Kommunikationsraumes bekleidet (Fig. 63 *Mb*). Proximal von der Commissura anterior enden die Bündel in den G. habenulae.

Die Struktur dieser letzteren Gebilde zeigt beim Sterlet wenig Unterschied von dem für Knochenfische Bekannten (Fig. 60). Die Hauptverschiedenheit besteht in der Asymmetrie der Ganglien; das rechte Ganglion habenulae ist beträchtlich größer als das linke. Dieser Asymmetrie der Ganglien entspricht die asymmetrische Entwicklung der MEYNERT'schen Bündel. Jedes Ganglion besteht aus einer centralen Ansammlung feinkörniger Grundsubstanz, welche auf Querschnitten in den peripherischen Schichten eine faserige Struktur besitzt. Die Fasern konvergieren zur medialen Oberfläche des Ganglion und bilden ein Commissuralsystem, welches beide Ganglien in proximalen Ebenen mit einander vereinigt. Die centrale Substanz des Ganglion ist von mehreren Schichten von Körnerzellen umgeben. Diese Körnerzellen sind denjenigen im Lobus infundibuli höchst ähnlich. Der Plasmahof, welcher den großen runden Kern umgiebt, ist etwas stärker entwickelt. Die ausgezogenen Pole dieses Feldes sind radial zur Oberfläche des Ganglion gerichtet. Die Zellen senden feine Fortsätze in die Centralsubstanz. Bei starken Vergrößerungen kann man das System dieser Fortsätze als eine radiäre Faserung bis zur Mitte des Ganglion verfolgen. Eine traubenartige Anordnung der Körnerzellen habe ich am Ganglion habenulae des Sterlet nicht gefunden. Die dorsale Oberfläche der Ganglien ist durch eine dünnere Schicht von Körnergewebe bedeckt als die ventrale. Das Körnergewebe der dorsalen Oberfläche liegt unmittelbar auf der centralen Substanz des Ganglion, das der ventralen Oberfläche ist durch eine Schicht von längsverlaufenden Fasern vom centralen Gewebe abgetrennt (*C'*). Das Hauptkontingent dieser Fasern gehört den MEYNERT'schen Bündeln an, der andere kleinere Theil der Fasern sammelt sich aus den ventral liegenden Theilen der Gehirnwände. Die radialen Fasersysteme, welche aus den Körnerzellen der ventralen Schicht entspringen, sind durch den Verlauf der soeben beschriebenen Fasern in einzelne Bündel getheilt. Darauf beruht die in der Figur in *C'* wiedergegebene Gitterstruktur. Auf dem schwach entwickelten linken Ganglion liegt die ventrale Körneranlage unmittelbar auf der centralen Substanz. Die Fasern der feinen MEYNERT'schen Bündel, sowie die Fasern aus den ventralen Theilen

der Gehirnwände, zerstreuen sich im centralen Gewebe des linken Ganglion.

Das Tectum opticum des Sterlet hat eine charakteristische Schichtenstruktur, welche für den entsprechenden Theil (vorderes Vierhügelpaar) aller Wirbelthiere bekannt ist. Ich unterscheide von der Peripherie aus in centraler Richtung drei Hauptschichten (Taf. XXI Fig. 58). Die äußere dickere Schicht (1) hat eine körnig faserige Struktur. In der Peripherie dieser Schicht laufen dickere Fasern des N. opticus. Etwas tiefer ist auf Querschnitten eine cirkuläre Faserung zu unterscheiden. Durch die ganze Dicke der Schicht sind rundliche Zellelemente zerstreut. Außer der cirkulären Faserung ist in dieser Schicht noch eine radiale Faserung ausgesprochen. Ein Theil der letzteren Fasern wird durch die Zellenfortsätze der darunter liegenden Schicht gebildet. Ein anderes weit größeres Kontingent gehört höchst wahrscheinlich den centralwärts sich umbiegenden Opticusfasern an. Die feineren Verhältnisse dieser Fasern habe ich nicht untersucht. Die zweite Schicht (2) ist durch zwei oder drei Reihen von Körnerzellen gebildet. Diese Zellen senden ihre Fortsätze in der Richtung der peripherischen Schicht aus. Die dritte Schicht wird durch das Epithel der inneren Oberfläche des Tectum gebildet (3). Zwischen den Reihen der Körnerzellen der zweiten Schicht ist ein System von längsverlaufenden Fasern vorhanden, deren nähere Verhältnisse ich nicht ermitteln konnte. Medial sind beide Hälften des Tectum durch eine dünnere Mittelstrecke verbunden. Diese Mittelstrecke besteht aus einem queren Commissuralsystem, welches in der Fortsetzung der cirkulären Faserung der äußeren Schicht des Tectum verläuft (Taf. XXI Fig. 63 *Cto*). Zwischen den Fasern dieses Commissuralsystems befindet sich eine große Menge von Körnerzellen. In den proximalen Querschnittsebenen des Tectum ist dieses Commissuralsystem stärker entwickelt als in distalen. Die Faserung geht proximal, wie oben gesagt, in das System der Commissura posterior über.

In den proximalsten Abschnitten des Tectum wird die Körnerschicht dünner. Medial von derselben erscheinen sehr große, ziemlich dicht zerstreute Ganglienzellen (*Dk*). Die feinen Fortsätze dieser Zellen verlaufen radial zur Oberfläche des Tectum, es schien mir dabei, dass sie mit den Opticusfasern in Verbindung treten, welches Verhalten aber ohne zweckmäßige, speciell darauf gerichtete histologische Untersuchung nicht festgestellt werden kann. Offenbar entsprechen diese großen Ganglienzellen den von ROHON (40 pag. 37)

unter dem Namen Dachkerne beschriebenen Gebilden der Selachier. Bei Selachiern sind aber die Dachkerne nur in den mittleren Theilen des Tectumgewölbes vorhanden, und erstrecken sich weiter distal als beim Sterlet, wo sie nur in den proximalsten Theilen des Tectum zu finden sind.

Die *Nervi optici* des Sterlet sind entsprechend der schwächeren Ausbildung der Augen weit weniger als bei Knochenfischen entwickelt. Die Nerven entspringen von der ventralen Oberfläche des kurzen intermediären Abschnittes, welcher das Vorder- und Mittelhirn vereinigt. Der Austritt geschieht in den Querschnittsebenen, welche proximal von den Ganglia habenulae liegen. Auf Taf. XXI Fig. 64 ist ersichtlich, dass das Chiasma fast die ganze Dicke der Basis des Gehirnes dieser Gegend in Anspruch nimmt. Der dorsale Abschnitt des Chiasma ist von der Ventrikelhöhle nur durch eine dünne Schicht Körnersubstanz und eine Epithellamelle getrennt. Die durchkreuzten Fasern steigen schief dorsalwärts und distalwärts zum Tectum (Fig. 63 *Op*). Das von den Gehirnwänden nicht abgetrennte Chiasma der Knorpelganoiden erinnert an das bekannte Verhalten der Petromyzonten.

An der Übergangsstelle der Fasern des Opticus auf das Tectumgewölbe findet keine Spaltung der Fasern in ein hinteres und vorderes Fasersystem, wie es bei Knochenfischen der Fall ist, statt. Es fehlt auch die Ganglienzellengruppe, welche MAYSER als *Corpus geniculatum externum* sen. lat. bezeichnete (55 pag. 288). Die Fasern des Nerven verlaufen in der Rinne, welche das Tectum von den basalen Abschnitten des Mittelhirnes trennt. Während dieses Verlaufes wenden sich regelmäßig Bündel von Opticusfasern ab, steigen in dorsale Richtung und zertheilen sich in den peripherischen Schichten des Tectum.

## VII. Struktur des Vorderhirnes.

### Deutung einiger Gebilde des Vorderhirnes der Ganoiden und Knochenfische.

Die proximale Grenze des Mittelhirnes ist durch die Ursprungsstelle der Epiphyse angegeben. Von dieser Stelle bis zu denjenigen Querschnittsebenen, welche die distalen Abschnitte der Basalganglien treffen, ist eine kurze Übergangsregion des Gehirnes zu unterscheiden, welche man vorläufig als Zwischenhirn bezeichnen kann.

In der Ebene des Ursprunges der Epiphyse hat der Querschnitt der seitlichen Wand des Gehirnes eine ungefähr dreieckige Form



(Taf. XXI Fig. 59). Die dorsale Ecke geht in das G. habenulae über. Im dorsolateralen Abschnitte verlaufen die Fasern des Opticus (*Op*), der mediale Abschnitt der Oberfläche besteht aus körniger Grundsubstanz. Zwischen dieser Substanz und dem Ventrikel epithel befinden sich einige Vertikalreihen von kleinen Zellelementen (*Zm*). Diese Zellen senden lateral gerichtete Fortsätze aus, welche in der feinkörnigen Substanz sich verlieren. Oft findet man auch, dass solche Fortsätze bis zur Gegend der Opticusfasern zu verfolgen sind. Ich bezweifle aber, dass solche Fasern in Opticusfasern sich umwandeln. Indem man diese Zellreihen distal verfolgt, findet man, dass sie ununterbrochen in die Mittelhirnregion zu verfolgen sind, wo sie denselben Charakter bewahren. Der einzige Unterschied besteht darin, dass sie hier sparsamer vorkommen. In den proximalen Ebenen steigt ihre Anzahl: diese Zellen erreichen die proximale Grenze in den distalen Abschnitten der Basalganglien. Hier erscheinen andere Zellelemente, solche, welche den ventralen Abschnitten der Basalganglien eigen sind. Das Vorkommen dieser Zellen steht also nicht in direkter Beziehung mit der Lage des Chiasma und der Faserbahnen des Opticus. Ventral von der Stelle, wo die Opticusfasern verlaufen, findet man eine nicht scharf begrenzte Anhäufung rundlicher Zellelemente (*Pth*). Distal ist dieser gangliöse Körper bis zur Basis des Mittelhirnes zu verfolgen. Proximal endet er in der Nähe des Chiasma. Auf Sagittalseiten findet man, dass aus diesem Körper ein starkes System markloser Fasern entspringt, welches man distal bis zu den Austrittsebenen des Trigeminus I verfolgen kann. Es ist oben als zweites System beschrieben, welches das Mittelhirn mit der Oblongata verbindet (*S*<sub>2</sub>).

In den proximalen Ebenen des Chiasma erscheinen in den dorsalen Abschnitten der Gehirnwände zwei Vorsprünge, welche die Struktur der Basalganglien haben (Fig. 64 *BG*). Unmittelbar proximal von dem Chiasma verbreitet sich die Struktur der Basalganglien allmählich über die ganze seitliche Wand des Vorderhirnes. Die Ganglien bestehen aus sehr kompakter feinkörniger Grundsubstanz mit eigenthümlich gelagerten gangliösen Zellen und aus äußerst feinen marklosen Fasersystemen. Die innere Oberfläche der Ganglien ist von Flimmerepithel bedeckt. Zwischen einzelnen Flimmerzellen befindet sich eine beträchtliche Menge sogenannter Stiftzellen. Unter günstigen Bedingungen kann man die Fortsätze dieser Zellen auf eine ziemlich große Strecke in die Substanz der Ganglien hinein verfolgen. Unter dem Epithel findet man in den dorsalen Abschnitten

der Ganglien eine Schicht kleiner Zellen, deren Fortsätze centralwärts und radial verlaufen. In den ventralen Abschnitten der Ganglien sind solche Zellen nicht vorhanden. Man findet aber sehr kleine Zellelemente, welche regellos zerstreut sind. In der Dicke der Ganglien sind große Zellen mit großem runden Kern und blass gefärbtem Körper vorhanden. Die prävalirende Richtung der Fortsätze ist ebenfalls eine radiale zur inneren Oberfläche der Ganglien, und giebt dem Querschnitte des Basalganglions ein sehr charakteristisches Aussehen.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Zellelemente der dorsalen Abschnitte der Ganglien reihenweise angeordnet sind (Taf. XXII Fig. 79). Diese Reihen verlaufen mehr oder weniger parallel der inneren Oberfläche der Ganglien. In den ventro-lateralen Abschnitten sind die Zellelemente kleiner und die Anordnung in Reihen ist nicht ausgesprochen. Deutlicher ist sie in den proximalen Abschnitten der Ganglien als in den distalen. Außer diesen Zellen findet man noch Körnerzellen, welche mehr in ventralen und lateralen Abschnitten der Ganglien vorkommen. Als den Gerüstgebilden angehörig betrachte ich stellenweise vorkommende kleine stäbchenförmige Kerne. Dieselbe Struktur behalten die Ganglien bis zu der Stelle, wo auf ihrer medialen Oberfläche die seitliche Rinne erscheint, welche in die Höhle des Lobus olfactorius verläuft. Von dieser Stelle an geht allmählich die Struktur der Basalganglien durch eine Reihe von allmählichen Übergangsstufen in die Struktur der Lobi olfactorii über, so dass eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gebilden nicht zu ziehen ist (Taf. XVIII Fig. 14).

Die Struktur der Lobi olfactorii hat im Allgemeinen viel Übereinstimmendes mit dem, was für höhere Wirbelthiere bekannt ist. Der Unterschied besteht nur in einer ärmeren Gliederung der Schichten. Auf diese Übereinstimmung der Struktur der Lobi der Selachier und Knochenfische mit jener höherer Wirbelthiere hat schon FRITSCH (66 pag. 47) aufmerksam gemacht.

Auf der Peripherie des Lobus findet man eine Olfactoriusfaser-schicht (Taf. XXII Fig. 74 *Olf.*). Die Fasern sind in einzelne etwas durch einander sich windende Bündel angeordnet. Jedes Bündel ist von einer Bindegewebshülle umgeben. Indem man die Schnittserien von den proximalen Abschnitten distalwärts durchmustert, findet man, dass die einzelnen Bündel in verschiedenen Querschnittsebenen in die Substanz des Lobus eintreten. Die peripherische Schicht des Lobus kann als Stratum glomerulosum bezeichnet werden (*Sgl.*). In reich

vascularisirtem Grundgewebe dieser Schicht findet man dicke Bündel von feinsten marklosen Fasern. Auf Querschnitten erscheinen diese Bündel wie rundliche körnige Felder (Taf. XXII Fig. 76 G'). Diese Felder sind umgeben von einem Filzwerke von feineren und dickeren Olfactoriusfasern. Zwischen ihnen befinden sich sehr große blass gefärbte Nervenzellen, deren Fortsätze sich in verschiedenen Richtungen kreuzen. Mir ist es auch öfters gelungen, solche Fortsätze in der Richtung der austretenden Olfactoriusfasern zu verfolgen. Körnerzellen findet man in dieser Schicht selten. Auf Längsschnitten findet man, dass die Glomeruli nichts Anderes als Gruppen von feinsten marklosen Fasern des Olfactorius sind. Jeder Glomerulus verliert sich distal in der feinkörnigen Grundsubstanz des Lobus und geht proximal in ein Bündel von Olfactoriusfasern über. Aber nicht alle Faserbündel des Olfactorius werden durch die Fasern der Glomeruli gebildet. Ein Theil davon verliert sich in der centralwärts vom Stratum glomerulosum vorhandenen feinkörnigen Substanz.

Die centralwärts folgende Schicht besteht aus feinkörniger Substanz mit spärlichen Körnerzellen. Diese Schicht entspricht dem Stratum gelatinosum. Die Form der Zellen ist jedoch nicht von der der Körnerzellen der centralwärts folgenden Schicht zu unterscheiden, welche als dem Stratum granulosum entsprechend angenommen sein kann. In dieser Schicht sind die Körnerzellen sehr dicht gelagert. Die Grundsubstanz besteht aus einem feinsten Faserfilzwerk. Innerlich sind die Lobi mit Flimmer- und Stützepithel bekleidet.

In Querschnittsebenen, welche etwa der Mitte des Vorderhirnes entsprechen, sind die Basalganglien ventral durch eine dicke Commissur mit einander verbunden. Es ist das die Commissura interlobularis. Ich ziehe diese alte Bezeichnung aus den von OSBORN (60 pag. 236) gegebenen Gründen vor. Beim Sterlet besteht die Hauptmasse der Commissur aus feinkörniger Substanz mit zerstreuten kleinen Kernen, nur in den dorsalen Abschnitten lässt sich eine Faserung unterscheiden, welche eine Kreuzung bildet. Es gelang mir nicht, die weiteren Schicksale dieser Fasern zu verfolgen. Außer ihnen findet man spärliche dickere, marklose Faserbündel, welche aus dem Lobus olfactorius kommen, sich mit den Fasern der entgegengesetzten Seite kreuzen und distalwärts verlaufen, wo sie sich den Systemen, welche gegen den Lobus infundibuli verlaufen, zuzugesellen scheinen. Diese Beobachtung ist jedoch wegen der Schwierigkeit des Objekts etwas unsicher.

Die Fasersysteme, welche zwischen Vorderhirn und distal liegen-



den Abschnitten eine Verbindung vermitteln, sind auf sagittalen und horizontalen Schnittserien bequemer zu untersuchen. Ventro-medial von den aufsteigenden Opticusfasern befindet sich ein stark entwickeltes Fasersystem (Taf. XVIII Fig. 19). Ein Theil der Fasern scheint, wie gesagt, aus der Commissura anterior zu kommen. Das Hauptkontingent des Systems kommt aus der centralen Substanz des Basalganglion. Zu diesen gesellen sich noch Fasern aus einer Ansammlung von kleinen Nervenzellen, welche proximal von der Opticuskreuzung liegen.

Auf Sagittalserien kann man sich überzeugen, dass der laterale Abschnitt der Fasern des betreffenden Systems zur Basis des Mittelhirnes verläuft und sich schließlich in den distalen Abschnitten der Lobi inferiores zertheilt (*Vlp*). Der mediale und ventrale Abschnitt des Systems wendet sich ventralwärts und zertheilt sich in den proximalen Abschnitten des Lobus infundibuli (*Vla*). Zwischen diesen Fasern sind einzelne Bündel von marklosen Fasern zu unterscheiden, welche denselben Charakter besitzen als die, welche aus den Lobi olfactorii kommen und sich in der Commissura anterior kreuzen. Es ist zu vermuthen, dass diese Bündel eine direkte Fortsetzung der Bündel der Lobi olfactorii sind, allein es ist nicht sicher. In der Verlaufsbahn der Fasern der beiden Systeme findet man spindelförmige Nervenzellen. Die Fortsätze dieser Zellen sind dem Verlaufe der Fasern entsprechend gerichtet. Höchst wahrscheinlich wird ein Theil der Fasern durch diese Zellen unterbrochen. Das soeben beschriebene System bildet die Hauptverbindung zwischen dem Vorderhirn und den distalen Abschnitten des Gehirnes.

In dorsalen Abschnitten der distalen Theile der Basalganglien bildet sich ein Faserstrang, welcher in dorsaler Richtung verläuft (*Tto*). Die Fasern umkreisen ventral die G. habenulae ihrer Seite und treten in die centrale faserige Substanz des Ganglion, wo ein Theil unzweifelhaft ein Faserkontingent ihrer Kommissur bildet. Sich ähnlich verhaltende Faserzüge, die sogenannten Taeniae thalami optici, sind für Knochenfische, sowie für Petromyzonten (47 pag. 285; 55 pag. 359) bekannt. Ein System, welches dem hinteren Längsbündel der Haube der Selachier (ROHON 40 pag. 32 u. a) entsprechen könnte, wird beim Sterlet vermisst. Dieses System der Selachier ist eine Fortsetzung eines Theils der hinteren Längsbündel. Die Fasern dieser letzteren Bündel sind beim Sterlet nicht bis zur Vorderhirnregion zu verfolgen. Dieses Verhalten steht vielleicht mit dem reducirten Zustand des Vorderhirnes der Knorpelganoiden in Zusammenhang.

Es bleibt noch übrig, mich über die Deutung einiger Gebilde des Vorderhirnes der Ganoiden und der Knochenfische zu äußern. Leider ist mir das Vorderhirn der Selachier aus eigenen Untersuchungen nicht bekannt. Ich bin überzeugt, dass die definitive Erledigung der Frage bezüglich der Deutung der Gebilde des Vorderhirnes der Ganoiden und Knochenfische erst nach einem eingehenden Studium der Entwicklung, und der Struktur des Vorderhirnes der Selachier einerseits und der Reptilien andererseits möglich wird. Wir sind berechtigt, in der letzten Klasse die Anfänge der Verhältnisse zu vermuthen, welche zu den gut bekannten Verhältnissen des Vorderhirnes der Säugethiere führen.

Auf Taf. XXII Fig. 69 ist ein Medianschnitt von *Salmo salar* des 75. Tages dargestellt, in Fig. 70 ein solcher Schnitt des Hühnchens des 5. Tages. Die Vergrößerungen sind so gewählt, dass beide Gehirne annähernd dieselbe Größe bieten. Auf Präparat Fig. 70 ist die mediale Oberfläche einer Hemisphäre tangential durch den Schnitt getroffen. Dieser Theil ist durch Punktlinien angedeutet. Durch die Vergleichung beider Schnitte finden wir, dass der Lobus infundibuli des Fisches relativ bedeutender gegen die anderen Abschnitte des Vorderhirnes entwickelt ist, als beim Vogel. Beim Fisch ist der Lobus durch die ganze Wandstrecke des Gehirnrohres, welche zwischen Chiasma und Beugestelle der Mittelhirnbasis liegt, gebildet, beim Vogel nur durch einen Theil dieser Wandstrecke. Der Gewölbtheil des Vorderhirnes des Vogels, welcher proximal von der Ursprungsstelle der Epiphyse bis zu den Querschnittsebenen der Commissura anterior (*Ca*) sich erstreckt, ist bedeutend stärker als beim Fisch entwickelt. Allein diese Verschiedenheiten scheinen auf den ersten Blick nur auf unwesentlichen Größenverhältnissen einzelner Theile zu beruhen. In Folge dessen könnte man vielleicht eine folgende Deutung der Theile vorschlagen. Die Abschnitte *Z+s*, welche durch Punktlinien abgegrenzt sind, könnte man beim Fisch und Vogel als Zwischenhirn auffassen (Thalamencephalon). Der proximalwärts liegende Abschnitt — Hemisphären beim Vogel — könnte beim Fisch als unpaariger Abschnitt des Vorderhirnes, welcher durch Reduktion von paarigen Hemisphären entstanden ist, gedeutet werden (Vgl. Fig. 69); also beim Vogel wie beim Fisch als sekundäres Vorderhirn aufgefasst werden. Richtiger wäre, den Abschnitt *s* in beiden Gehirnen als Stammtheil des sekundären Vorderhirnes zu deuten. Man könnte aber auch nach RABL-RÜCKHARD die ventrale Wand des Vorderhirnes mit den Basalganglien, bei Ganoiden und

Knochenfischen als einen Theil der Hemisphären der höheren Wirbelthiere, welcher der REIL'schen Insel entspricht, betrachten (20 pag. 307). Ferner könnte man nach RABL-RÜCKHARD die Basalganglien als Corpora striata oder, der genaueren Terminologie von SCHWALBE folgend, als Nuclei caudati auffassen, dabei auch voraussetzen, dass eine vollständige Abgrenzung des primären und sekundären Vorderhirnes bei Knochenfischen noch nicht geschehen ist (20 pag. 307, 309).

Gegen alle diese Deutungsversuche lassen sich gewichtige Gründe anführen. Das Richtigste scheint mir, eine specielle Homologie des Vorderhirnes der Knochenfische mit dem Vorderhirne der höheren Wirbelthiere in Abrede zu stellen und nur eine allgemeine Homologie anzuerkennen. Das Vorderhirn der Selachier stellt uns einen anfänglichen indifferenten Zustand des Organs dar. Es ist, wie es oben erörtert war, als dorsaler Auswuchs des primitiven Gehirnrohres entstanden. Anfänglich stellte es wahrscheinlich nur das Centralorgan des Geruchsinnes vor. Von diesem indifferenten Rhinencephalon sind einerseits die reducirten Zustände des Vorderhirnes der Ganoiden und Knochenfische abzuleiten, von der anderen Seite die weiter entwickelten Organisationen des Vorderhirnes der Dipnoer, Amphibien, Reptilien, welche letztere zu den höchsten Stufen des Organs führen. Von Interesse ist die Thatsache, dass die niedrigen Zustände des Vorderhirnes, welche bei Selachiern, Ganoiden und Knochenfischen sich finden, weit größere Schwankungen in ihrer Struktur zeigen als bei höheren Formen. Diese Thatsache deutet vielleicht darauf, dass das Organ eine größere morphologische Stabilität erreicht, wenn es eine breitere, mannigfaltigere Leistungsfähigkeit erworben hat. Solche beträchtliche Variationen, welche uns das Vorderhirn der Rochen von Polypterus, Lepidosteus, der Mormyriden etc. darstellen, giebt es nicht mehr in höheren Klassen.

Die Einwände, welche ich gegen die oben vorgeschlagenen Deutungen habe, gründen sich auf Folgendes. Es ist schon mehrmals ausgesprochen, dass bei Selachiern und Knochenfischen nur die Rudimente eines Thalamus opticus vorhanden seien. RABL-RÜCKHARD (20 pag. 285) sagt z. B., dass bei Knochenfischen der Thalamus ganz zurücktritt. Andere Autoren deuten die Ganglia habenulae als Gebilde, welche bei Fischen einzig die Thalami darstellen. Und in der That, die Zwischenregion des Vorderhirnes, welche bei Fischen die Basalganglien mit dem Mittelhirne vereinigt, zeigt weder in ihrer Struktur noch in ihren Verbindungen große Ähnlichkeit mit



den Thalami der Säuger. Es ist höchst wahrscheinlich, dass die Ganglia habenulae der Knochenfische und höheren Wirbelthiere homolog sind. Die Verbindungen dieser Gebilde mit den MEYNERTschen Bündeln, sowie die Faserzüge der Taeniae thalami haben viel Übereinstimmendes in beiden Gruppen. Man darf also mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass derjenige Abschnitt des Thalamus, welcher bei höheren Wirbelthieren Trigonum habenulae heißt, bei Knochenfischen vorhanden ist. Wo sind aber die übrigen Hauptabschnitte dieser mächtigen Ganglien bei Fischen? ROHOX (40 pag. 58) bestreitet das Vorhandensein der vorderen oder der eigentlichen Massen der Thalami bei Selachiern. Er stellt dieses Verhalten in Zusammenhang mit dem fast vollständigen Mangel der Haubenbahnen bei Selachiern. Ich glaube, dass dieser Mangel der Hauptabschnitte der Thalami bei Fischen auch auf dem vollkommenen Mangel des Gliedes I des Projektionssystems beruht. Die Nervenbahnen, welche von der Oberfläche der Vorderhirngebilde der Fische verlaufen, konvergieren nicht zu einem Ganglion, welches dem Thalamus entsprechen könnte. Sie konvergieren gegen den Lobus infundibuli. Die physiologische Bedeutung (STEINER) des Vorderhirnes der höheren und niederen Wirbelthiere ist verschieden, verschieden sind auch die Verbindungen desselben. Die Verbindungen der Zwischenregion des Vorderhirnes mit den distalen Abschnitten des Gehirnes sind, wie ROHOX bemerkt, schwach entwickelt. So fand z. B. MAYSER 55 pag. 259) bei Cyprinoiden kleine feinfaserige Fascikelchen der hinteren Längsbündel, welche zum Zwischenhirn verlaufen. Das oben für Ganoiden beschriebene zweite Längssystem ( $S_2$ ), welches durch die Basis des Mittelhirnes verläuft und in dem gangliösen Körper der Zwischenhirnregion endet (Fig. 59 *Pth*), kann vielleicht mit einer der Längsbahnen der Regio subthalamica der höheren Wirbelthiere verglichen und der gangliöse Körper als Abschnitt des Thalamus aufgefasst werden. Diese Bahnen geben eine Andeutung, dass einige Rudimente der Hirnschenkelhaube bei Fischen vorhanden sein können. Zu diesen Bahnen können auch vielleicht die marklosen nicht von einander individualisirten Bahnen mitgerechnet werden, welche die Basis des Mittelhirnes mit der Zwischenregion verbinden. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass die Verbindungen dieser Bahnen bei Selachiern und Ganoiden uns vollständig unbekannt sind.

Der Thalamus höherer Wirbelthiere ist hauptsächlich als Fokalganglion eines gewissen Abschnittes des Gliedes I des Projektionssystems charakterisirt, welches Merkmal jedoch an der Zwischen-

region des Gehirnes der Fische nicht ausgesprochen ist. Dass ein Stratum zonale fehlt, ist wohl nicht merkwürdig, denn es können bei Selachiern keine Schläfen- und Hinterhauptslappen angenommen werden. Wir kennen aber auch keine Bahnen, welche mit dem Stabkranze verglichen werden können. Es giebt auch keine Bahnen, mit denjenigen der Säuger vergleichbar, die durch die Substantia innominata zum Thalamus verlaufen. Das letztere Verhalten spricht gegen die Deutung der Basalganglien als Insula Reilii.

Alles das erweist einen vollkommenen Mangel des vorderen, des bedeutendsten Abschnittes des Thalamus bei Fischen. Wir können nur Rudimente einzelner Theile der Thalami höherer Wirbelthiere in solchen Gebilden, wie die Ganglia habenulae oder vielleicht noch in dem Ganglion (*Pth* Fig. 59) der Ganoiden erkennen.

Die von MAYSER gefundenen schwach ausgesprochenen Verbindungen des N. opticus mit den Wänden der Zwischenregion bei Cyprinoiden erlauben vielleicht den Schluss, dass diejenigen Abschnitte, welche im Allgemeinen dem Pulvinar und dem Corpus geniculatum laterale der höheren Wirbelthiere entsprechen können, bei Fischen vorhanden sind. Allein auch dieser Schluss wird in neuerer Zeit erschwert, da eine direkte Verbindung des N. opticus mit den bezeichneten Abschnitten des Thalami bei höheren Wirbelthieren geleugnet wird (68). Es besteht also im Vorderhirne der Fische ein fast vollkommener Mangel der Gebilde, welche als Thalamus aufgefasst werden können.

Die Basalganglien der Ganoiden stehen durch ein stark entwickeltes Fasersystem mit den Wandungen des Lobus infundibuli in Verbindung. SANDERS beschrieb ein entsprechendes Fasersystem für Knochenfische (56 pag. 751). Dieses System, wie ich für Cyprinoiden bestätige, verläuft zum Lobus infundibuli. Außer diesem System und den Faserzügen zu den Ganglia habenulae konnte ich keine andere Verbindungen der Basalganglien konstatiren. Falls solche Verbindungen existiren, müssen sie in Vergleichung mit dem mächtigen System, welches die Basalganglien mit dem Lobus infundibuli verbindet, sehr schwach entwickelt sein. Für das Vorderhirn der Selachier sind mir wenige detaillirte Angaben bekannt. ROHOX (40 pag. 31) beschreibt eine Längsfaserbahn, das hintere Längsbündel der Haube, und noch ein System. Dieses letztere ist viel stärker, verläuft distalwärts, um, wie Verfasser sagt, die gleich hinter dem Vorderhirn gelagerte Regio ventriculi tertii aufzusuchen. Aus der Lage dieses Systems (40 Taf. VI Fig. 42, 44) schließe ich,

dass es derjenigen der Ganoiden und Knochenfische, welche zum Lobus infundibuli verläuft, entspricht. *Es ist also unzweifelhaft, dass die Hauptverbindung der Basalganglien der Knochenfische und Ganoiden, wahrscheinlich auch der Selachier, mit dem Lobus infundibuli besteht.* Dieser letztere Abschnitt steht in Verbindung mit der Oblongata, bei Knochenfischen auch in klar ausgesprochener Verbindung mit dem Cerebellum.

Der Nucleus caudatus der höheren Wirbelthiere ist hauptsächlich durch seine Verbindung mit einem Theile des Hirnschenkelfußes charakterisirt. Ist dieses charakteristische Verhalten für die Basalganglien der Fische zu konstatiren? Wenn wir den Standpunkt von MEYNERT einnehmen, und den Nucleus caudatus als Gehirnganglion auffassen, so wird von Anfang an der Mangel des Gliedes I des Projektionssystems bei Knochenfischen befremden. Freilich müsste bei Knochenfischen das erste Glied des Projektionssystems fehlen, in dem Falle nämlich, wenn das Pallium, entsprechend RABL-RÜCKHARD'S Auffassung, noch nicht entwickelt wäre. In diesem Falle ist aber überhaupt das Vorhandensein des Basalganglion, wenn es als Nucleus caudatus aufgefasst wird, unverständlich. Vom Standpunkt WERNICKE'S aus, welcher den Nucleus caudatus als Modifikation der Corticalsubstanz betrachtet, wird meiner Meinung nach auch das Vorhandensein der Basalganglien bei Fischen problematisch. Bei Fischen, sogar bei Amphibien, ist doch das Vorhandensein einer Corticalsubstanz durchaus nicht nachzuweisen! Der Haupteinwand gegen eine Deutung der Basalganglien als Nuclei caudati besteht aber in dem Mangel eines Hirnschenkelfußes bei Fischen, in dem Mangel der Pedunculi cerebri also, in dem Sinne, in welchem wir diese Gebilde bei Säugethieren verstehen. Die Hauptverbindungen der Basalganglien bei Ganoiden und Knochenfischen, wahrscheinlich auch des Vorderhirnes der Selachier bestehen, wie gesagt, in den Verbindungen mit dem Lobus infundibuli. Haben aber diese Bahnen etwas Ähnliches mit den Pedunculi cerebri der höheren Wirbelthiere?

Auf Grund seiner Untersuchungen über den Lobus infundibuli kam W. MÜLLER zu dem Schlusse, dass dieser Abschnitt (Zwischenhirnbasis) im Verlaufe der Vervollkommnung der Wirbelthiere eine auffallende Reduktion erfahren hat und sagt (23 pag. 242): »Über die Ursachen der Verschiedenheit, welche die Entwicklung der ursprünglich gleichartigen Anlage der Zwischenhirnbasis bei den einzelnen Klassen der Cranioten zeigt, lassen sich zur Zeit höchstens



Vermuthungen aufstellen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass in Folge der erheblichen Veränderungen, welche an den Embryonalanlagen der höheren Wirbelthierklassen gegenüber jenen der Cyclostomen und Fische frühzeitig zu konstatiren sind, Leitungsbahnen allmählich in Wegfall gekommen sind, deren Existenz das bedingende Element für die verhältnismäßig hohe Entwicklung der Zwischenhirnbasis bei Cyclostomen und namentlich Fischen gebildet hat und dass diesem physiologischen Moment die auffallende Reduktion zugeschrieben werden muss, welche dieser Hirntheil bei der sonstigen Vervollkommenung der Wirbelthiere erfahren hat.« Alle Untersuchungen über das Vorderhirn der Fische bestätigen den Gedanken W. MÜLLER'S. In der That sind die Bahnen, welche den Lobus infundibuli der Fische mit dem Vorderhirn verbinden, entweder ausgefallen oder sie haben eine komplirte Transformation erfahren. Diese Transformation oder Ausfall von Bahnen ging gleichen Schrittes mit dem Reduktionsprocess der Lobi infundibuli. An der Stelle der verschwundenen Bahnen sind neue entstanden, gleichzeitig mit der Entstehung neuer gangliöser Gebilde (Thalamus, Nucleus caudatus). Die Basalganglien können nicht als Nuclei caudati, noch weniger aber als Insula aufgefasst werden, denn derjenige Abschnitt, mit welchem die Basalganglien der Fische in Verbindung stehen, ist bei höheren Wirbelthieren reducirt. Die Verhältnisse der Pedunculi cerebri der höheren Wirbelthiere sind andere als die Verhältnisse der sogenannten Pedunculi der Fische.

Es bleibt noch übrig, die Unterschiede der embryonalen Hirnkrümmungen der primitiven Formen und der höheren Wirbelthiere zu betrachten.

Es ist eine wohlbekannte Thatsache, dass die embryonalen Hirnkrümmungen in den verschiedenen Klassen der Wirbelthiere in dem Grade der Krümmung variiren. Auch nimmt die sogenannte Hakenkrümmung in verschiedenen Klassen zum Theil verschiedene Abschnitte des Gehirnrohres in Anspruch. Auf die Beurtheilung der Ursachen dieser Variationen kann ich nicht näher eingehen. Dazu fehlen mir angehörende ausgedehnte Beobachtungen an einer größeren Formenreihe. Auf Grund der ziemlich reichen Litteraturangaben scheint es mir aber wahrscheinlich, dass die Ursachen dieser Variationen in verschiedenen Klassen verschieden sind. Im Allgemeinen können diese Ursachen auf ein schnelles und frühzeitig stattfindendes Wachsthum des dorsalen Abschnittes des Gehirnrohres zurückgeführt werden. Dabei ist zu bemerken, dass die wachsende Strecke

nicht eine allen Formen entsprechende ist. Mich interessirt hier die Krümmung und das Wachsthum des dorsalen Gewölbes des Gehirnrohres der Vögel. Auf Grund mancher Angaben von STIEDA ist ein Thalamus opticus bei Vögeln vorhanden (69). Denselben beschreibt auch SCHULGIN (70 pag. 21 u. a.).

Wenn man das Wachsthum des Gehirnrohres des Huhnes in der Periode vom zweiten bis vierten Tage der Entwicklung beobachtet, so fällt sofort das rasche Wachsthum des Abschnittes des Gewölbes auf, welcher unmittelbar proximal vom Mittelhirngewölbe liegt. Eine definitive Deutung des wachsenden Abschnittes wird vollkommen sicher bei dem ersten Entstehen der Epiphyse. Es findet am dritten Entwicklungstage statt. Ein Medianschnitt dieses Stadiums ist auf Taf. XXII Fig. 71 dargestellt. Der ganze Abschnitt des Gewölbes, welcher durch *sh* bezeichnet ist, giebt in späteren Stadien die Sehhügelregion. Der Abschnitt *Vh* entspricht dem sekundären Vorderhirn; der Abschnitt *Tr* entspricht der Trichterregion. Der ganze Abschnitt *Tr* und *sh* entspricht also dem Zwischenhirn.

Welchen bedeutenden Unterschied zeigt aber die Entwicklung des Gehirnrohres der Knochenfische! Von den frühesten Stadien der Entwicklung an bildet die Basis des primitiven Vorderhirnes den kolossalen Lobus infundibuli (Taf. XVIII Fig. 12, 13). Das Wachsthum des dorsalen Gewölbes des Gehirnrohres der Fische, in Vergleichung mit dem der Vögel, ist sogar auch in den spätesten Stadien schwach ausgesprochen (Fig. 69). Bei dem Vogel im Gegentheil geht das Wachsthum der Trichterregion langsam vor sich, das der Sehhügelregion dagegen rasch. Wenn wir diese Thatsachen mit den Resultaten der Untersuchung der Struktur des Vorderhirnes der Knochenfische, welche einen fast vollkommenen Mangel des Thalamus nachweisen, zusammenstellen, und außerdem die Angabe W. MÜLLER's über die Reduktion des Lobus infundibuli ins Auge fassen, so werden die Unterschiede in der Entwicklung des Vorderhirnes der Fische und Vögel verständlich. Von den frühesten Stadien der Entwicklung an entsteht beim Vogel die hypertrophische Anlage der Sehhügelregion, es unterbleibt dagegen die Entwicklung der Trichterregion. Bei Fischen im Gegentheil ist es die Trichterregion, welche von den frühesten Stadien an prävalirt, die Bildung der Sehhügelregion unterbleibt dagegen.

Aus diesen Thatsachen ist der Schluss zu ziehen, dass das embryonale Zwischenhirn der Vögel ein wesentlich verschiedenes Gebilde als der distale Abschnitt des embryonalen Vorderhirnes der

Fische ist. Diese beiden Gebilde sind nicht direkt mit einander zu vergleichen, denn sie werden durch verschieden wachsende Strecken des embryonalen Gehirnrohres bei dieser und jener Form gebildet. Das vergleichend-anatomische Resultat wird durch die ontogenetischen Vorgänge bestätigt.

Ich finde es nicht überflüssig, am Ende dieser Betrachtungen alles in dieser Arbeit über das Vorderhirn Gesagte kurz zu resumieren. Das proximale ventralwärts abgebogene Ende des embryonalen Gehirnrohres, welches das primitive Vorderhirn im Sinne GÖTTE's darstellt, ist als der primitivste phyletische Zustand des Vorderhirnes aufzufassen, welchen wir auf Grund der Ontogenie der primitiven Formen uns vorstellen können. Dieser Abschnitt des Gehirnrohres ist am besten mit dem Namen primitives Vorderhirn zu bezeichnen. Das primitive Vorderhirn ist homodynam einem Abschnitte des Rückenmarks, wie das GÖTTE auffasste. Durch das Wachsthum der dorsalen Oberfläche des primitiven Vorderhirnes entstand das abgesonderte Centralorgan des Geruchsinnes. Durch einen Auswuchs der Basis des primitiven Vorderhirnes ist der Lobus infundibuli entstanden. Die Ausbildung des Centralorganes, des Geruchsinnes führte zur Bildung des prächordalen Abschnittes des Schädels. Die Architektur des Craniums der primitivsten uns bekannten gnathostomen Cranioten, der Notidaniden, giebt im Ganzen die Architektur des Gehirnes wieder. Viele heute lebenden primitiven Formen haben noch jetzt im ausgewachsenen Zustande diejenigen Formen des Gehirnes erhalten, welche auf den oben angegebenen phylogenetischen Entwicklungsgang hinweisen. Die allmähliche Entwicklung des Centrums des Geruchsinnes führte zur Entstehung des Rhinencephalon der heute lebenden Selachier. Dieses noch indifferente Organ zeigt keine specielle Homologie mit dem Zwischen- und Vorderhirn der höheren Wirbelthiere. Er steht in stark entwickelter Verbindung mit dem Lobus infundibuli, welcher, wie W. MÜLLER zeigte, bei höheren Wirbelthieren sich reducirt. Vom Rhinencephalon der Selachier sind einerseits die reducirten Formen des Rhinencephalon der Ganoiden und Teleostier abzuleiten: diese Vorderhirnzustände liegen in seitlichen Ästen des phyletischen Stammbaumes und zeigen keine direkten Anschlüsse an höhere Organisationsstufen. Andererseits ist vom Selachier-Rhinencephalon die Organisation des Vorderhirnes der Dipnoer, Amphibien und Reptilien abzuleiten. Unter diesen Formen erst kann man direkte Anschlüsse an das Vorderhirn der höheren Wirbelthiere vermuthen,



wie es sich auch zum Theil bestätigt. Der erste Schritt zu diesen höheren Organisationsstufen des Vorderhirnes besteht in der Reduktion des Lobus infundibuli und in einer Transformation der Verbindungsbahnen des Vorderhirnes mit distal liegenden Abschnitten des Nervensystems. Die Entwicklung der Thalami und die Reduktion des Lobus infundibuli ändert die Entwicklungsvorgänge des Gehirnrohres der höheren Wirbelthiere von den frühesten Stadien an. Es erscheint ein Zwischen- und sekundäres Vorderhirn; das erste hat eine ganz andere Bedeutung als der distale Abschnitt des Vorderhirnes der Fische, denn er entsteht durch beschleunigtes Wachstum bestimmter dorsaler Abschnitte des Gehirnrohres, welche bei Fischen im Wachsthum unterbleiben. Mit der allmählichen Entstehung der Thalami und Umänderung des Rhinencephalon der Selachier entstehen allmählich die Hirnschenkelhaube und die Pedunculi cerebri der höheren Wirbelthiere — der Hirnschenkelfuß.

Landhaus in Puschkino.

## Verzeichnis der citirten Litteratur.

- 1) J. MÜLLER, Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden.
- 2) STANNIUS, Über den Bau des Gehirnes des Stürs. MÜLLER's Archiv. 1843.
- 3) — Das peripherische Nervensystem der Fische.
- 4) — Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Auflage.
- 5) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Schultergürtel der Wirbelthiere. II. Das Kopfskelet der Selachier. III.
- 6) — Über die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältniß zur »Wirbeltheorie« des Schädels. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI. 1871.
- 7) — Einige Bemerkungen zu GÖTTE's »Entwicklungsgeschichte der Unke etc.« Morphologisches Jahrbuch. Bd. I. 1875.
- 8) — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870.
- 9) E. ROSENBERG, Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier.
- 10) M. SAGEMEHL, Einige Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische. Morphologisches Jahrbuch. 1884. Bd. IX.
- 11) — Das Cranium von *Amia calva*. Morphologisches Jahrbuch. Bd. IX.
- 12) — Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. Inaugural-Dissertation. Dorpat.
- 13) BUSCH, De Selachiorum et Ganoideorum Encephalo. Dissertatio inauguralis. 1848.

- 14) N. MIKLUCHO-MACLAY, Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbelthiere.
- 15) A. GÖTTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke.
- 16) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv für mikroskopische Anatomie. 1878. Bd. XV.
- 17) K. E. VON BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere.
- 18) V. V. MIHALKOVICS, Entwicklungsgeschichte des Gehirnes.
- 19) RABL-RÜCKHARD, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirnes der Knochenfische. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1882.
- 20) — Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Ebenda. 1883.
- 21) — Das Gehirn der Knochenfische. Biologisches Centralblatt. 1884.
- 22) — Das gegenseitige Verhältniß der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalken bei Haifischembryonen etc. Morphologisches Jahrbuch. 1880. Bd. VI.
- 23) W. MÜLLER, Über Entwicklung und Bau der Hypophysis und Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschrift. 1871. Bd. VI.
- 24) J. STEINER, Über das Großhirn der Knochenfische. Math. und nat.-wiss. Mitth. Akademie Berlin. 1886.
- 25) — Über das Centralnervensystem des Haifisches und des Amphioxus lanceolatus. Ebenda.
- 26) N. GORONOWITSCH, Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen. Morphologisches Jahrbuch. 1884. Bd. X.
- 27) W. SALENSKY, Entwicklungsgeschichte des Sterlet russisch. Arbeiten der Gesellschaft der Naturforscher zu Kasan. Bd. VII.
- 28) W. PARKER, On the structure and development of the Skull in Sturgeons. Philosophical Transactions. 1882.
- 29) F. BALFOUR and W. PARKER. On the structure and development of Lepidosteus. Ebenda. 1882.
- 30) W. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.
- 31) — Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. V.
- 32) F. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie.
- 33) — A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes.
- 34) A. MILNES-MARSHALL, The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. The Quarterly Journal. 1879.
- 35) — The development of the Cranial Nerves in the Chick. Ebenda. 1878.
- 36) — On the Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranchs. Ebenda. 1881.
- 37) — and B. SPENCER, Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Ebenda. 1881.
- 38) W. JACKSON and W. CLARKE, The Brain and Cranial Nerves of Echinorhinus spinosus. The Journal of Anatomy and Physiology. 1876. Bd. X.
- 39) J. ROHON, Über den Ursprung des Vagus bei Selachiern. Arbeiten des Zoologischen Instituts zu Wien. Heft I. 1878.
- 40) — Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier.
- 41) R. WIEDERSHEIM, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren. Jenaische Zeitschrift. 1880. Bd. XIV.

- 42) H. SCHNEIDER, Über die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Ebenda. 1881. Bd. XV.
- 43) J. BEARD, The System of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida etc. The Quarterly Journal. 1885.
- 44) C. K. HOFFMANN, Zur Ontogenie der Knochenfische. I und II in Abh. Akademie Amsterdam. III. Archiv für mikroskopische Anatomie. 1883.
- 45) J. CATTIÉ, Recherches sur la glande pinéale etc. Archives de Biologie. 1882. Bd. III.
- 46) E. EHLERS, Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1878. Bd. XXX. Supplement.
- 47) F. AHLBORN, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Ebenda. 1883. Bd. XXXIX.
- 48) — Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Ebenda. 1884. Bd. XL.
- 49) A. DOHRN, Der Ursprung der Wirbelthiere etc.
- 50) — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. III. 51) Bd. IV. 52) Bd. V. 53) Bd. VI.
- 54) C. LÜDERITZ, Über das Rückenmarkssegment. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1881.
- 55) P. MAYSER, Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1881. Bd. XXXIV.
- 56) A. SANDERS, Contributions to the Anatomy of the Central Nervous System in Vertebrate Animals (Teleostei). Philosophical Transactions. 1878.
- 57) F. VIAULT, Recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 1876. Bd. V.
- 58) L. STIEDA, Über den Bau des Rückenmarkes der Rochen und der Haie. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1873. Bd. XXIII.
- 59) G. DENISSENKO, Zur Frage über den Bau der Kleinhirnrinde bei verschiedenen Klassen von Wirbelthieren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XIV.
- 60) H. OSBORN, The origin of the Corpus Callosum, a contribution upon the Cerebral Commissures of the Vertebrata. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XII.
- 61) G. FULLIQUET, Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. Recueil Zoologique Suisse. Bd. III.
- 62) L. STIEDA, Über das Rückenmark und einzelne Theile des Gehirnes von *Esox lucius*. Inaugural-Dissertation. Dorpat.
- 63) — Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XIX.
- 64) — Über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirnes. Ebenda. Bd. XXIII.
- 65) W. KRAUSE, Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morphologisches Jahrbuch. Bd. VII.
- 66) G. FRITSCH, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirnes.
- 67) G. SCHWALBE, Lehrbuch der Neurologie.
- 68) L. DARKSCHEWITSCH, Über die sogenannten primären Opticuscentren und ihre Beziehung zur Großhirnrinde. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1886.



- 69) L. STIEDA, Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XIX.
- 70) M. SCHULGIN, Phylogenesis des Vogelhirnes. Separat-Abdruck aus den Jahrbüchern des Nass. Vereins für Nat. Nr. 37. 1885.
- 71) A. FRORIEP, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1882.
- 72) ——— Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Ebenda. 1885.
- 73) ——— Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Hühnerembryonen. Ebenda. 1883.
- 74) J. VAN WIJHE, 1) Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorganes der Wirbelthiere. Zoologischer Anzeiger. Bd. IX. 1886.

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

- |  |   |
|--|---|
| <i>A.</i> Nervus maxillaris inferior v. WIJHE,                 | <i>CL.</i> die Cerebellarleiste,                    |
| <i>Ax.</i> das Ende der Hirnachse,                             | <i>Ce'</i> untere Öffnung des Ethmoidal-            |
| <i>Az.</i> die Nervenzellen in den Austritts-                  | kanals,   |
| ebenen des Acusticus,  | <i>Cos.II.</i> zweite Rippe,                        |
| $\alpha$ , $\beta$ , $\delta$ proximale, transversale, distale | <i>Cto.</i> Quer-Commissuralsystem des              |
| Komponenten der medialen Wurzel-                               | Tectum opticum,                                     |
| faserportion,  | <i>D.</i> die epitheliale Decke,                    |
| <i>B.</i> ein Ast des N. maxillaris supe-                      | <i>Dl.</i> der dorso-laterale Strang,               |
| rior v. WIJHE,   | <i>Ds.</i> der Dorsalsack,                          |
| <i>Ba.</i> Basalecke,  | <i>Ep.</i> die Epiphyse,                            |
| <i>b.</i> ventraler Abschnitt der Lamina ter-                  | <i>F.n.</i> Facialis,                               |
| minialis,  | <i>Fa.</i> Facialisloch,                            |
| <i>bb.</i> marklose Züge, welche zu der Val-                   | <i>FCb.</i> absteigendes Bündel des Fa-             |
| vula verlaufen,  | cialis,   |
| <i>bf.</i> Bogenfasern,  | <i>Fi.</i> Fimbria,                                 |
| <i>bf.T.</i> Bogenfasern, welche zum Lo-                       | <i>Frd.</i> N. facialis radix dorsalis, <i>Frv.</i> |
| bust trigemini verlaufen,                                      | Radix ventralis,                                    |
| <i>C.</i> querer Basalkanal,                                   | <i>Fs.</i> transversales System der Fimbria,        |
| <i>Ca.</i> Commissura anterior, <i>Cp.</i> Com-                | <i>Fs'.</i> das Fasersystem in den seit-            |
| missura posterior,   | lichen Wülsten des Cerebellum,                      |
| <i>Can.</i> Commissura ansulata,                               | <i>G.</i> Gelenkfläche für den Zungenbein-          |
| <i>Cb.</i> Cerebellum,   | bogen,  |
| <i>Ch.</i> Chorda,   | <i>G'.</i> ein proximal vom Rindenknoten            |
| <i>Chi.</i> Chiasma nervorum optico-                           | liegender gangliöser Körper,                        |
| rum,   | <i>Gh.</i> Ganglion habenulae,                      |
| <i>Ci.</i> Commissura interlobularis,                          |   |

- G.i.* Ganglion interpedunculare,  
*GF.* Glossopharyngei-Palatinus-Anastomose,  
*Gl.* die Ganglienleiste (SAGEMEHL),  
*Gl'. Glomerulus lobi olfactorii,*  
*Gl.i.* Ganglion lobi infundibuli,  
*Gp.* Glossopharyngeusloch,  
*Gp.d.* die dorsalen, *Gp.v.* die ventralen Wurzeln des Glossopharyngeus,  
*G.T.II.* Ganglion trigemini II,  
*Gw.* das Gewölbe des primitiven Vorderhirnes,  
*H.* die Hinterhirnregion,  
*H.A.* die Herzanlage,  
*Hl.* das Hinterlängsbündel,  
*Hy.* Hypophysis,  
*Hy'.* Ramus hyoideus,  
*K.* der Kiel des Cerebellum und der Valvula,  
*Kg.* Körnergewebe,  
*Kr.* Kreuzung der Fasern in der Raphe,  
*Ks.* Körnerschicht des Lobus infundibuli,  
*Ket.* die Kreuzung der Fasern des Rindenknotens,  
*L.i.* Lobus infundibuli,  
*L.i'.* Lobi inferiores,  
*L.o.* Lobi olfactorii,  
*L.t.* Lobus trigemini,  
*lt.* laterale Faserbündel, welches sich dem hinteren Längsbündel zugesellen,  
*Ltr.* N. lineae lateralis,  
*L.v.* Lobus vagi,  
*M.* die Mittelhirnregion,  
*M'.* seitlicher Fortsatz der Ethmoidalregion,  
*m.* Schlussmembran der Praefrontallücke,  
*M.b.* MEYNERT'sche Bündel,  
*Md.* Ramus mandibularis,  
*M.f.* MAUTHNER'sche Faser,  
*mg.* Palato-Basal-Gelenkfläche,  
*Me.* Os maxillare,  
*N.* die Nasenkapsel,  
*Oc.* N. oculomotorius,  
*Ok.* Oculomotoriuskern,  
*Olf.* Olfactorius-Faserschicht,  
*Op.* Nervus opticus, die Fasern des Opticus, das Opticusloch,  
*O.pr.* N. ophthalmicus profundus,  
*O.s.* N. ophthalmicus superficialis,  
*Ot.* Ramus oticus,  
*P.b.* Plexus brachialis,  
*P.c.* Pedunculi cerebelli,  
*Po.* Postorbitalfortsatz,  
*Pr.* Praeorbitalfortsatz,  
*Pt.* N. palatinus facialis,  
*Pth.* gangliöser Körper, in welchem das zweite Längssystem der Mittelhirnbasis endet,  
*P.z.* die Zellen von PURKINJE. *P.z.v.* ventrale, *P.z.d.* dorsale Gruppe derselben,  
*R.* Rostrum,  
*r.* die mediale Rinne der Basalganglien,  
*Rg.* Rindengewebe,  
*Rk.* der Rindenknoten,  
*m.* Rinne, welche der Stelle des Chiasma n. opticum entspricht,  
*R.v.l.* die laterale, *R.v.m.* die mediale Faserportion der ventralen Wurzeln,  
*S.* Stammtheil des Vorderhirnes,  
*Sh.* Sehhügelregion,  
*S.gl.* Stratum glomerulosum,  
*S.* <sub>1</sub> ventrales System, *S.* <sub>2</sub> zweites, *S.* <sub>3</sub> drittes Längssystem der Mittelhirnbasis,  
*Ss.* die Seitenstränge,  
*Sp.* Sehnervenplatte,  
*Sp.I, Sp.II* etc. Spinalnerven,  
*S.v.* Saccus vasculosus,  
*T.II.d.* Trigeminus II, radix dorsalis,  
*T.II.v.* Trigeminus II, radix ventralis,  
*T.H.* Tori semicirculares Halleri,  
*T.K.* Trochleariskreuzung,  
*Tto.* Fasern, welche zu den Ganglia habenulae verlaufen,  
*Tr.* Trichterregion,  
*Tr'.* Trigeminusloch,  
*Tro.* N. Trochlearis,  
*U.o.* untere Olive,  
*v.* Ventrikel des Cerebellum,  
*V'.* Gruppe von Ganglienzellen,  
*V.c.* Valvula cerebelli,  
*V.c'.* das dorsale Blatt der Valvula,  
*V.c''.* das ventrale Blatt der Valvula,  
*Vg.* Vagusloch,  
*V.h.* das Vorderhirn,

- V.g.i.* Truncus vagi intestinalis,  
*V.g.r.d.* Rami dorsales vagi,  
*Vg.v.* die ventrale, *Vg.d* die dorsale  
 Wurzel des Vagus,  
*v.f.* die ventralen Fasern der Oblon-  
 gata,  
*V.l.a.*, *V.l.p.* vordere und hintere Fa-  
 sersysteme, welche vom Vorder-  
 hirne zum Lobus infundibuli ver-  
 laufen,  
*V.o.* Fasersystem aus der Valvula  
 zum Oculomotoriuskern,  
*Vr.* Vorderhirnrinne,  
*W.* die seitlichen Wülste des Cerebel-  
 lum,
- Wi.* Vagusast zum Schultergürtel,  
*x.* der Spalt zwischen dem dorsalen  
 und dem ventralen Blatt der Val-  
 vula,  
*Z.* das Zwischenhirn,  
*Zm.* Nervenzellen der »Zwischenhirn-«  
 region,  
*Zz.* die Zwischenzellen,  
 1. ventraler Ast des N. spinalis II,  
 2. derselbe des N. spinalis I, 3. der  
 distalste von den drei Nerven,  
 welche als ventrale Wurzeln zwi-  
 schen Spinalis I und Vagus aus der  
 Oblongata entspringen.

## Tafel XVII.

- Fig. 1—5. Wachsmodele von embryonalen *Salmo salar*-Gehirnen nach dem  
 Plattenmodellirverfahren von BORN unter einer Vergrößerung von 106  
 konstruiert. Die Figuren sind ungefähr in 53maliger Vergrößerung  
 dargestellt. Fig. 1 15., Fig. 2 16., Fig. 3 18., Fig. 4 21., Fig. 5  
 30. Entwicklungstag.  
 Fig. 6. Oblongata, Cerebellum und Valvula cerebelli von *Acipenser ruthenus*.  
 Die Decke des Ventriculus IV (*Dk*) ist zur linken Seite umgeschlagen.  
 Das Tectum opticum ist entfernt. Vergr. 3.  
 Fig. 7—8. Cranium von *Hexanchus*. Verkleinerte Kopien nach GEGENBAUR  
 »Das Kopfskelet der Sélachier etc.« Taf. IV Fig. 2 und Taf. I Fig. 2.  
 Fig. 9. Das Gehirn von *A. ruthenus*. N. trigeminus II ist dorsalwärts um-  
 geschlagen. Vergr. ungefähr 3.  
 Fig. 10. Das Gehirn von *Amia calva*. Vergr. 2.

## Tafel XVIII.

- Fig. 11—13. Medianschnitte durch die Köpfe von *Salmo salar*-Embryonen des  
 18., 21. und 27. Entwicklungstages. Die Schnitte Fig. 11 und 12  
 dienten zur Orientirung der Platten der Modelle Fig. 3 und 4. Ver-  
 größerung 53.  
 Fig. 14. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn und die Lobi olfactorii von  
*A. ruthenus*. Vergr. 10. Detail bei stärkerer Vergrößerung einge-  
 zeichnet.  
 Fig. 15. Schräg-horizontaler Schnitt durch die Austrittsstellen des N. lineae  
 lateralis und Facialis radix dorsalis desselben. Vergr. 10. Detail  
 bei stärkerer Vergrößerung eingezeichnet.  
 Fig. 16. Schräg orientirter Längsschnitt durch das Rückenmark. Austritt der  
 medialen Wurzelportion. Vergr. 75.  
 Fig. 17. Medianschnitt durch das Gehirn und das Knorpelschädelgewölbe von  
*A. ruthenus*. Vergr. 5.  
 Fig. 18. Horizontalschnitt durch die Austrittsebenen des Vagus und Glosso-  
 pharyngeus von *A. ruthenus*. Vergr. 10.



Fig. 19. Sagittalschnitt durch das Basalganglion und den Lobus infundibuli von *A. ruthenus*. Vergr. des Kontours 30.

**Tafel XIX.**

Fig. 20—39 sind Kontouren von Querschnitten durch das Gehirn von *Amia calva*.

Fig. 20. Hinterhirnregion. Fig. 21—26. Cerebellumregion. Fig. 27—31. Mittelhirnregion. Fig. 32—39. Vorderhirnregion.

Fig. 40—42. Querschnitte durch das Vorderhirn von *Polypterus senegalensis*.

**Tafel XX.**

Alle Figuren sind Querschnitte durch das Rückenmark und Gehirn von *A. ruthenus*. Kontour unter schwacher Vergrößerung abgenommen. Detail unter starker eingezeichnet. (HARTNACK Syst. 5, 7.)

Fig. 43. Aus der Übergangsstrecke zwischen Rückenmark und Oblongata.

Fig. 44. Austrittsstelle der ventralen Wurzel eines Spinalnerven. Entsprechend der Linie *yy* ist der Längsschnitt Fig. 16 orientirt.

Fig. 45. Aus den Austrittsebenen des Vagus.

Fig. 46. Dasselbe. Formation des dorsolateralen Stranges.

Fig. 47. Aus den Austrittsebenen des N. l. lateralis. Faseriger Abschnitt des Lobus vagi.

Fig. 48. Aus den Austrittsebenen des Glossopharyngeus. Distaler Abschnitt der Cerebellarleiste.

Fig. 49. Distaler Abschnitt des Lobus trigemi.

Fig. 50. Aus den Austrittsebenen des Trigemini II, Facialis und Acusticus.

Fig. 51. Proximaler Abschnitt der Decke des Vorderhirnes und des Dorsalsackes.

Fig. 52. Aus der Austrittsebene des Trigemini I (schwächere Vergrößerung).

Fig. 53. Aus dem hinteren Abschnitte des Cerebellum.

Fig. 54. Aus der Gegend der »Pedunculi cerebelli«.

Fig. 55. Aus der Übergangsstrecke des Cerebellum in die Valvula. Rindenknotten.

Fig. 56. Aus der mittleren Strecke der Valvula.

**Tafel XXI.**

Fig. 57—64 sind Querschnitte durch das Gehirn von *A. ruthenus*. Fig. 57. Aus der Gegend der Valvula. Fig. 58. Centraler Ursprung des N. oculo-motorius. Fig. 59. Aus der Gegend des Ursprunges der Epiphyse. Fig. 60. Aus der Gegend der Ganglia habenulae. Fig. 61. Querschnitt durch die Cerebellarleiste aus der Strecke, welche etwas distalwärts vom Ursprunge des N. l. lateralis liegt. Kontour und Detail unter Vergrößerung 106 gezeichnet. Fig. 62. Aus der Gegend der seitlichen Duplikatur der Vorderhirndecke. Fig. 63. Aus der Gegend der Commissura posterior. Fig. 64. Aus der Gegend des Chiasma n. optico-  
corum.

Fig. 65—68. Querschnitte durch das Ganglion Gasseri. Vergr. 106.

**Tafel XXII.**

- Fig. 69. Kontour eines Medianschnittes durch das Gehirn eines jungen *Salmo salar* mit fast resorbiertem Dottersacke (75.—80. Tage). Vergr. 32.  
Fig. 70. Dasselbe eines Hühnchens des 8. Entwicklungstages. Vergr. 10.  
Fig. 71. Dasselbe eines Hühnchens des 3. Tages. Vergr. 10.  
Fig. 72—75. Querschnitte durch das Vorderhirn und die *Lobi olfactorii* von *A. ruthenus*. Kontour und Ausführung unter verschiedenen Vergrößerungen.  
Fig. 76. Die Verbindung der Hemisphärenwand mit der Oberfläche des *Lobus olfactorius*. Kontour und Vergr. 106.  
Fig. 77. Horizontalschnitt durch das Cerebellum und die *Valvula* von *A. ruthenus*.  
Fig. 78—79. Querschnitte durch das Vorderhirn von *A. ruthenus*.  
Fig. 80. Ein Schnitt durch das Rindengewebe des Cerebellum. Kontour und Detail unter Vergr. 180.  
Fig. 81. Querschnitt aus der Gegend, wo die ventrale Wurzel des *Facialis* sich bildet. Kontour und Detail unter Vergr. 106.

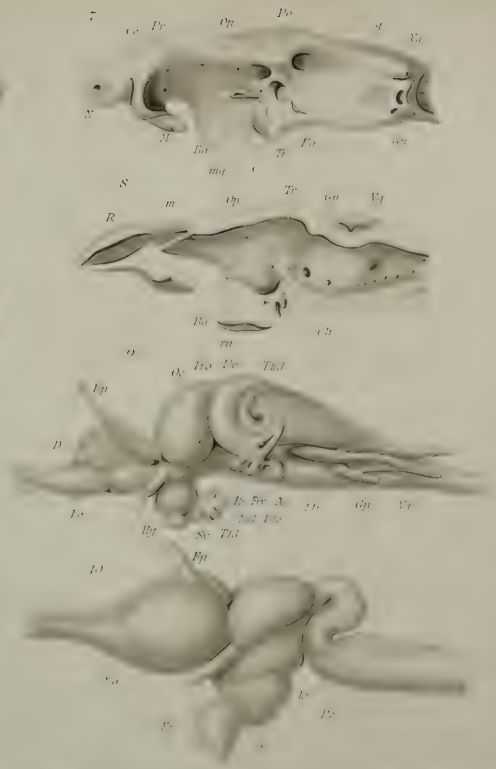
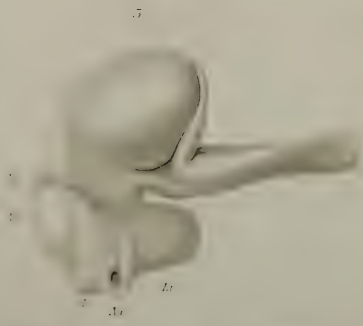
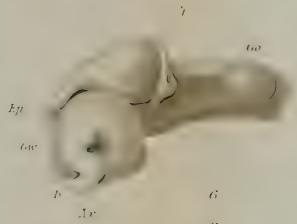
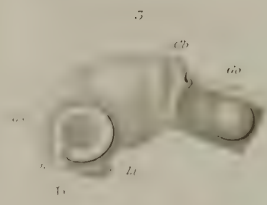
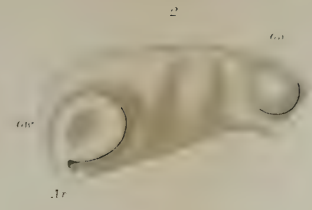
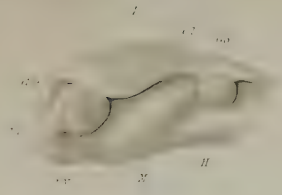
**Tafel XXIII.**

Die Nerven und das Kopfskelet mit dem proximalen Theile der Wirbelsäule von *A. ruthenus*. Die Rippen stark ventralwärts abgebogen. Das Visceralskelet dorso-ventral künstlich ausgedehnt und distalwärts zurückgezogen. *N. trigeminus* I blau, *Trigeminus* II roth. Die übrigen Nerven schwarz.

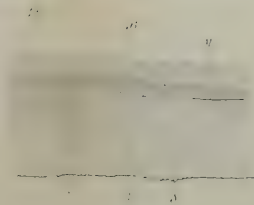
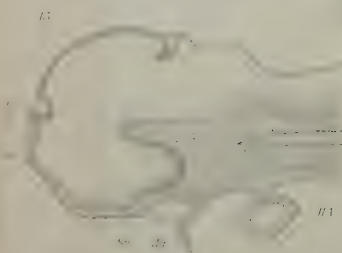
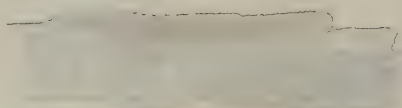
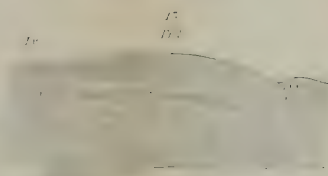
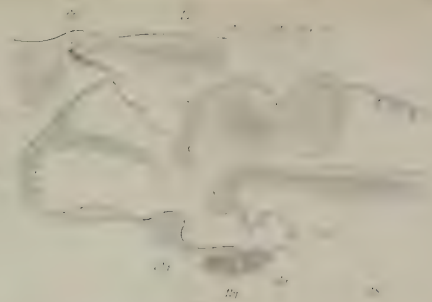
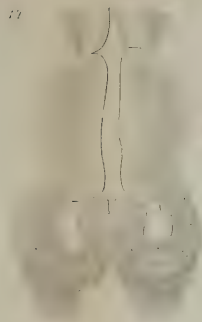
---



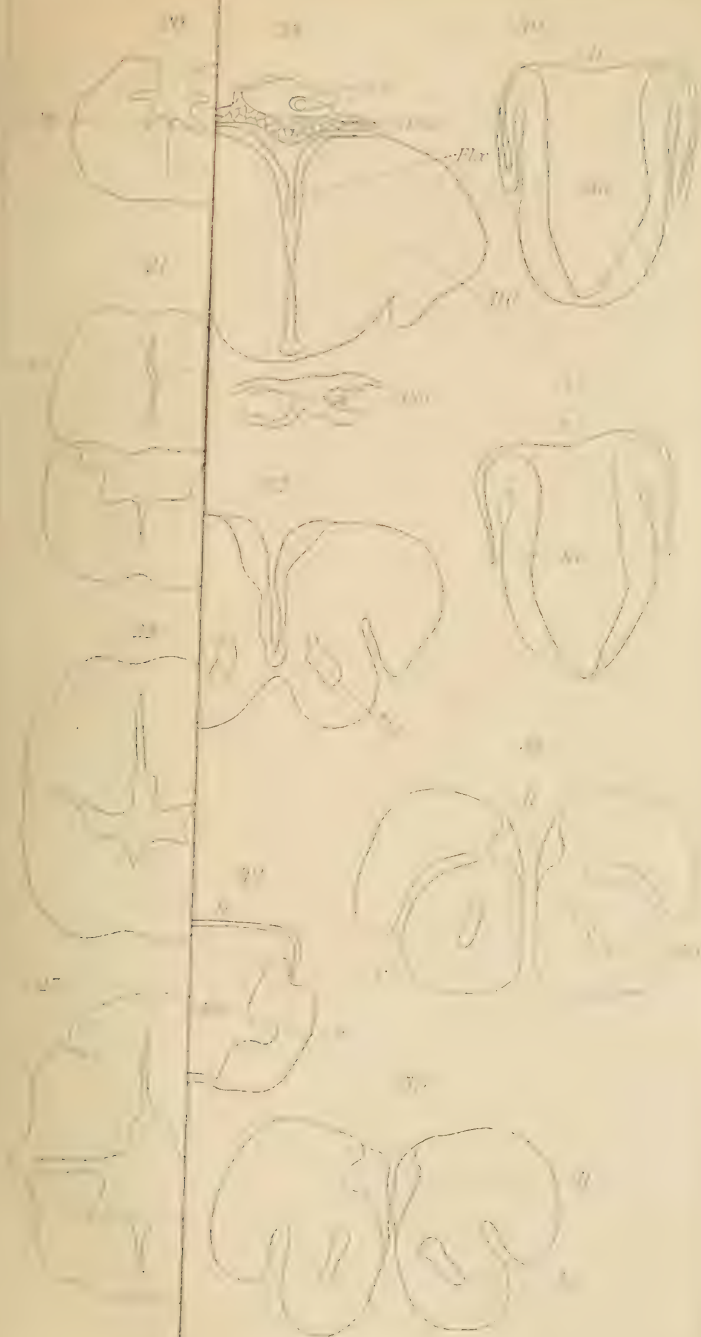




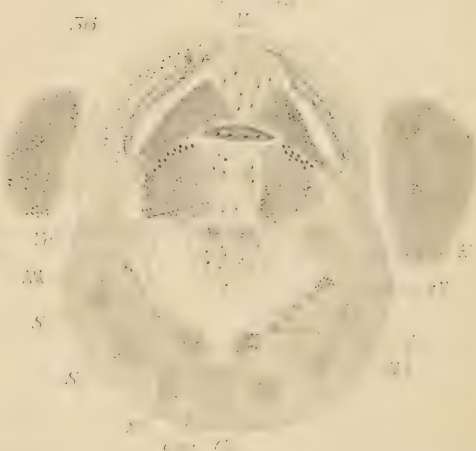
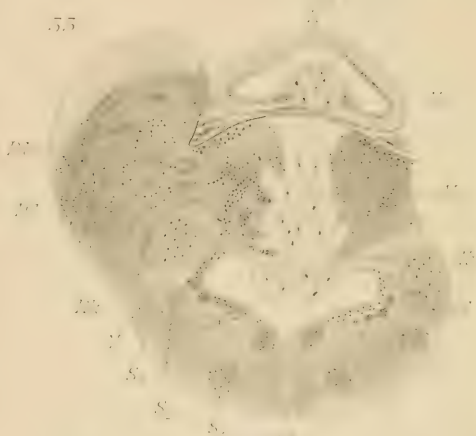
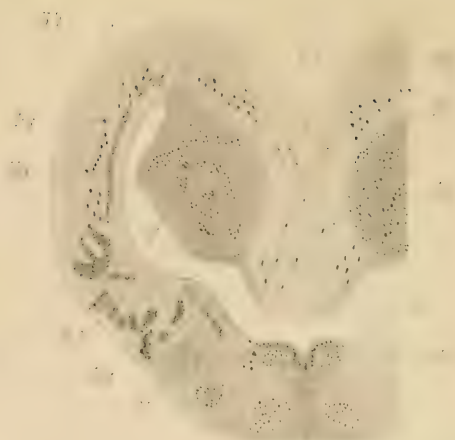
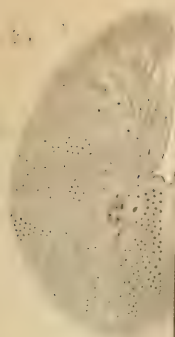




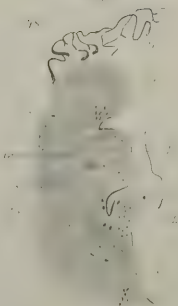
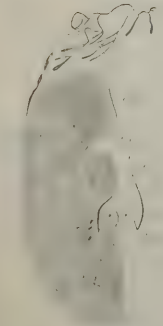
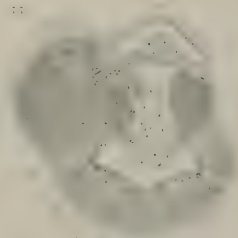
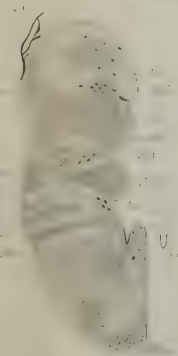
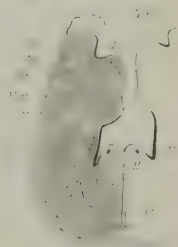
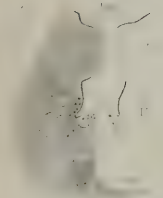
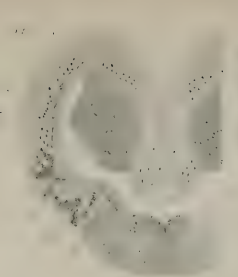
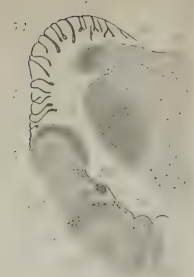
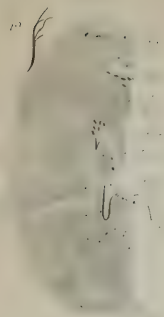
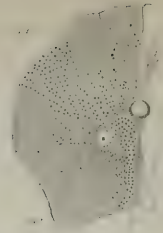




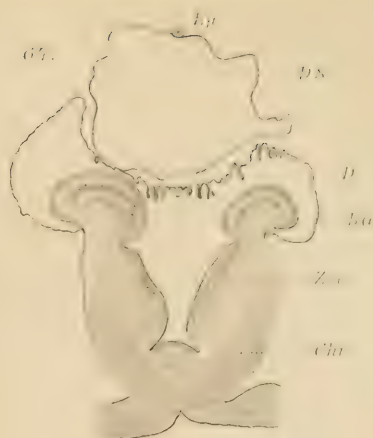
Handwritten text, likely bleed-through from the reverse side of the page. The text is arranged in approximately four lines and is extremely faint and illegible due to the quality of the scan and the nature of the bleed-through.







57



D'

59



ATE Th Tm



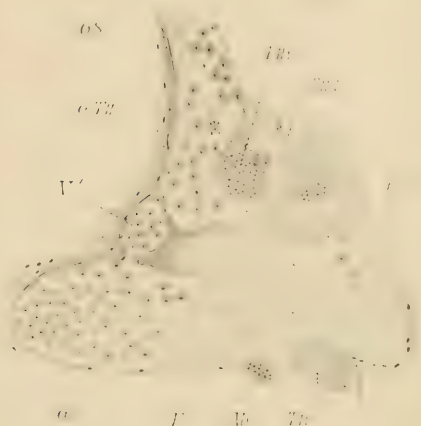
GS

ATE

V'

IR

Th



a

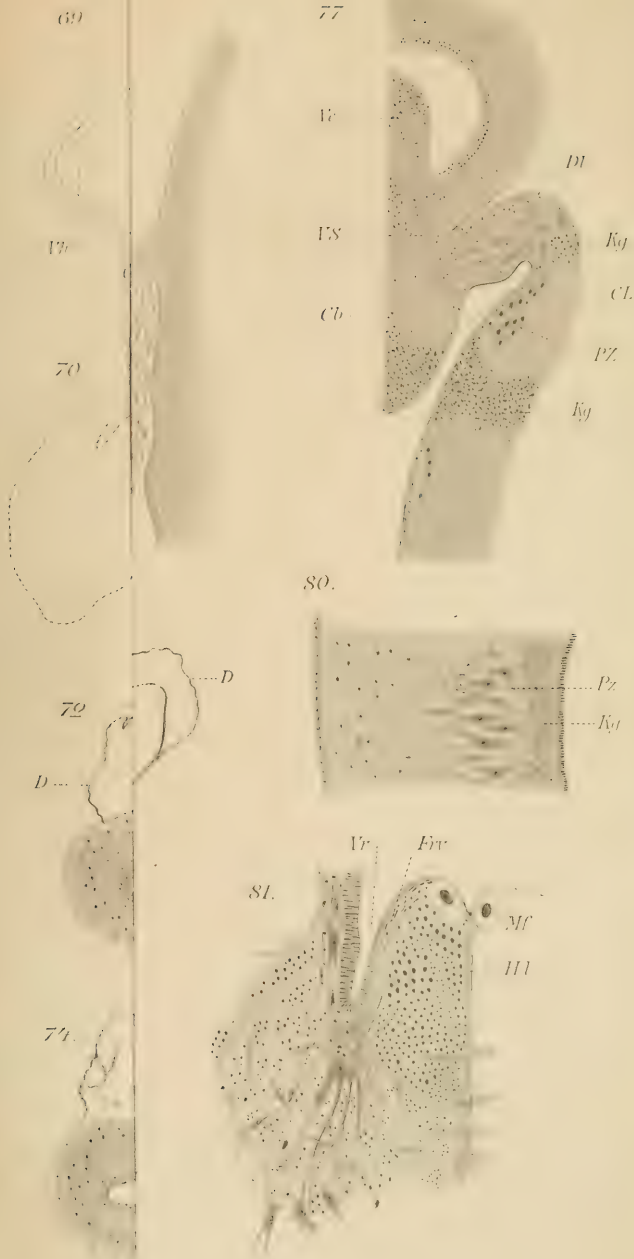
F

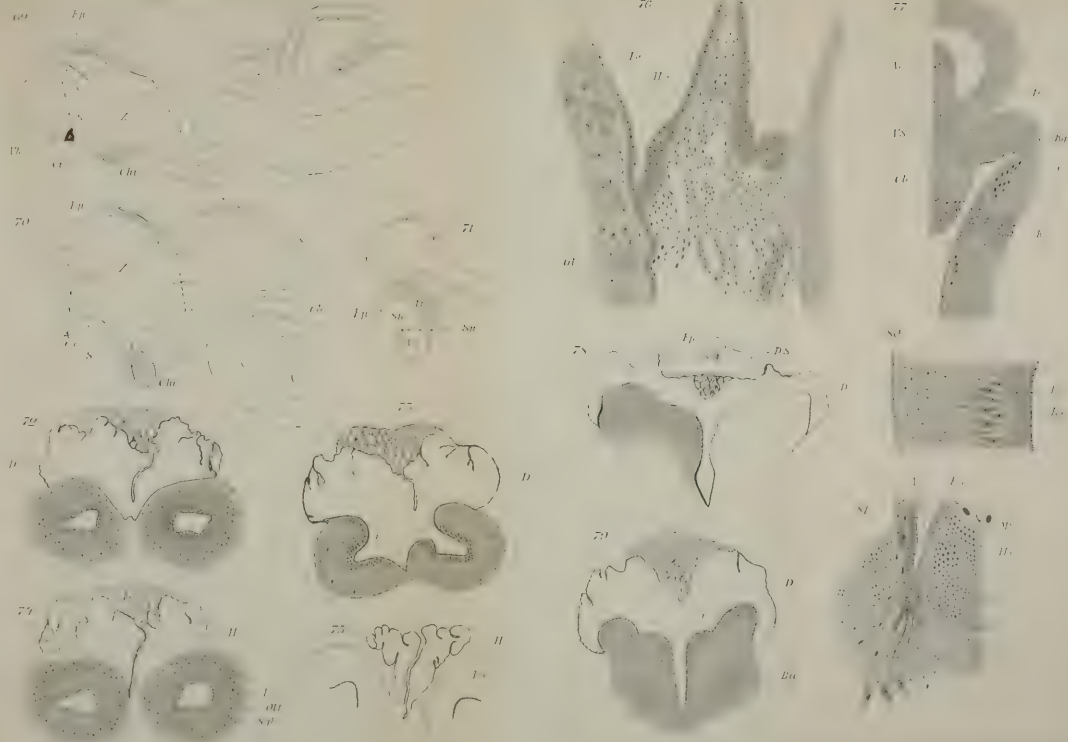
B

Th

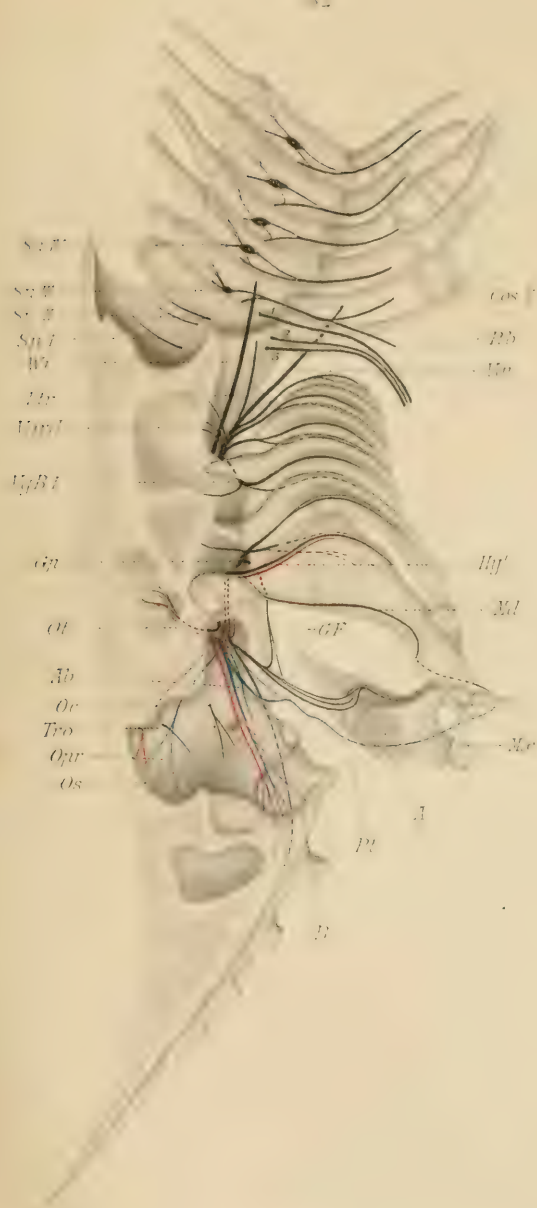








82







# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten.

Von

**Dr. Ferd. Hochstetter,**

Prosektor in Wien.

---

Mit Taf. XXIV.

---

## 1. Hühnchen<sup>1</sup>.

Die ersten auftretenden Venen sind beim Hühnchen, sowie bei sämtlichen Amnioten die *Venae omphalo mesentericae*. Das Blut aus dem Gefäßhufe sammelt sich in zwei mächtigen Stämmen, welche fast rechtwinklig zur Achse des Embryo an denselben herantreten, eine kurze Strecke weit zu beiden Seiten der Darmrinne in die Darmfaserplatte eingebettet kopfwärts verlaufen, um sich ventral vom Darm zu vereinigen und mit einem gemeinsamen Stamme in den Sinus venosus einzumünden. Indem sich die Darmrinne nach rückwärts zu allmählich zu einem Rohre schließt, verschmelzen auch die vordersten Abschnitte der *V. omphalo mesentericae* noch eine Strecke weit und zwar bis unmittelbar hinter den vorderen (linken [GÖTTE]) Leberblindsack. Diesen mächtigen, ventral vom Darm gelegenen Venenstamm, der ohne Vermittelung in den Sinus venosus übergeht, will ich weiterhin als *Ductus venosus*<sup>2</sup>, sowie ihn Andere auch schon

---

<sup>1</sup> Die Methode der Untersuchung bestand in der Herstellung lückenloser Querschnittserien. Die aus diesen Serien gewonnenen Befunde wurden, so weit dies möglich war, durch die Untersuchung lebenden Materiales kontrollirt. Abbildungen von Querschnitten, welche diesmal keine Aufnahme finden konnten, sollen in eine folgende Publikation aufgenommen werden.

<sup>2</sup> *Meatus venosus* von BALFOUR.

benannten, bezeichnen, jedoch sogleich betonen, dass er mit dem Ductus venosus Arantii der Säuger nicht in Analogie zu bringen ist.

Mit dem allmählich nach rückwärts immer weiter fortschreitenden Verschlusse des Darmkanals und der Hervorbildung der Leber aus den beiden primitiven Lebergängen beginnen auch die beiden V. omphalo mesentericae sich in eigenthümlicher Weise umzuformen. Zunächst ändert der Ductus venosus seine Lage zum Darmkanal, indem dieser sich etwas nach links hin verschoben hat, während der Ductus venosus nicht mehr genau ventral, sondern etwas nach rechts von ihm zu liegen kommt. Der vordere ursprünglich einfache Leberblindsack theilt sich in zwei Äste, welche von beiden Seiten her (nicht nur von links aus, wie dies GÜTTE angiebt) den Ductus venosus umwachsen, jedoch nicht, indem sie sich der Venenwand innig anschmiegen, sondern indem sie zwischen sich und der Venenwand einen kleinen Theil des Gefäßlumens abgrenzen. Ihre bindegewebige Hülle sendet dabei Fortsätze aus, welche sich mit der Venenwand verbinden. Zwischen dem vorderen Leberblindsacke und dem hinteren krümmt sich der Darmkanal in einem ganz kurzen Bogen ventralwärts und kommt auf diese Weise zwischen die beiden V. omphalo mesentericae zu liegen, die sich, wie oben schon erwähnt wurde, unmittelbar hinter dem vorderen Leberblindsack, also zwischen ihm und dem hinteren Leberblindsack vereinigen.

Der hintere Leberblindsack umwächst von der ventralen und rechten Seite her den Ductus venosus und verbindet sich rasch mit den ihm entgegenwachsenden Fortsätzen des vorderen Leberblindsackes. Nach der 60. Stunde der Bebrütung bildet sich weiter zwischen den beiden V. omphalo mesentericae dorsal von der vorderen Darmpforte hinter der ersten Anlage des Pankreas eine mächtige Anastomose aus, welche bald eben so stark ist, wie eines der beiden Gefäße, zwischen denen sie die Verbindung herstellt. Dadurch wird ein venöser Ring gebildet (Schema II, durch welchen der Darmkanal hindurchtritt, so zwar, dass er jedoch immer noch zu beiden Seiten von einer V. omphalo mesenterica begleitet erscheint.

Gegen die 70. Stunde der Bebrütung wird das Stück der linken V. omphalo mesenterica, welches mit die Begrenzung des venösen Ringes darstellt, den ich, da sich weiterhin auch noch ein zweiter bildet, als den ersten oder vorderen bezeichnen will, immer schwächer, bis es endlich zwischen der 70. und 80. Stunde allmählich vollständig schwindet, so dass nun alles Blut aus der linken V. omphalo mesenterica auf dem



Wege der früher beschriebenen Anastomose hinter der Pankreasanlage in die rechte V. omphalo mesenterica hinübergelangt und durch den Ductus venosus, welcher inzwischen von der sich mächtig entwickelnden Leber völlig umwachsen wurde, dem Herzen zugeführt wird (Schema III).

Während nun auf diese Weise der vordere venöse Ring als solcher verschwindet, hat sich der Darmkanal immer weiter nach rückwärts hin geschlossen und damit kommen die beiden V. omphalo mesentericae in ihrem hinter der Pankreasanlage gelegenen Abschnitte allmählich ventral vom Darmkanal eine kurze Strecke weit dicht an einander zu liegen, so dass sie nur durch eine dünne Scheidewand von einander getrennt erscheinen. Indem endlich diese Scheidewand schwindet, bildet sich gegen die 80. Stunde ein zweiter, hinterer venöser Ring um den Darmkanal herum aus (Schema IV).

Dieser zweite venöse Ring besteht jedoch auch nur verhältnismäßig kurze Zeit, denn schon nach der 80. Stunde verengert sich der Theil von ihm, welcher von der rechten V. omphalo mesenterica gebildet wird und verschwindet bald vollständig. Nun vereinigen sich die beiden V. omphalo mesentericae bei ihrem Eintritte in die Bauchhöhle zu einem gemeinsamen Stamm, welcher eine kurze Strecke weit an der ventralen Seite des Darmes verläuft, dann an seiner rechten Seite und dorsal über ihn weg zieht, um schließlich links von ihm in die Leber einzutreten (Schema V). In den späteren Brüttagen ändert sich an dem geschilderten Verlaufe der V. omphalo mesenterica im Wesentlichen nichts.

Hier mag auch der Ort sein, einer nur kurze Zeit bestehenden Vene Erwähnung zu thun, welche meines Wissens bis jetzt noch nicht beobachtet wurde. Nach der 60. Stunde der Bebrütung sieht man parallel der Längsachse des Embryo zu beiden Seiten neben der Darmrinne in die Darmfaserplatte eingebettet zwei Venen verlaufen, welche rechts und links in die V. omphalo mesentericae einmünden, dort wo diese an den Embryo herantreten. Diese beiden Venen, von denen gewöhnlich die linke stärker ist als die rechte, gehen rückwärts aus einem kurzen in der Medianlinie ventral vom Enddarme gelegenen gemeinschaftlichen Stamme hervor, der nach hinten zu wieder durch zwei schwache Äste mit den Gefäßen der Allantoisanlage zusammenhängt. (Die linke stärkere der beiden aus der ventral vom Enddarm gelegenen Vene stammenden Venen hängt gewöhnlich mit der das Blut aus dem dem Schwanze gegenüber liegenden Abschnitte des Sinus terminalis rückführenden Vene zusammen.)

In dem Maße, als der Darm sich auch von rückwärts nach vorn zu immer weiter zu einem Rohre abschließt, verlängert sich die ventral von ihm gelegene Vene, verengert sich aber auch zugleich immer mehr und mehr und indem sie auch ihre Verbindung mit den Allantoisgefäßen vollständig aufgegeben hat, verschwindet sie nach der 100. Stunde gänzlich.

Verhältnismäßig spät zwischen 120. und 140. Stunde entwickelt sich die V. mesenterica und erscheint dann als ein ganz dünner Zweig der V. omphalo mesenterica. Sie mündet in diese Vene dorsal vom Darm hinter der Pankreasanlage und lässt sich nach rückwärts hin als ein dorsal vom Darmsympathicus im Gekröse eingelagertes Gefäß verfolgen. Die V. mesenterica nimmt in den späteren Brüttagen immer mehr an Weite zu und bildet mit dem Endstücke der V. omphalo mesenterica den Stamm der Pfortader.

Über die Entstehung der zu- und abführenden Lebervenen, sowie über das Schicksal des Ductus venosus soll weiter unten, nach Besprechung der Bildung der V. umbilicalis, gesprochen werden.

Die V. umbilicalis ist, wie bei sämtlichen übrigen Amnioten, auch beim Hühnchen in ihrer ersten Anlage paarig. Schon um die 60. Stunde der Bebrütung sieht man rechts und links in der primitiven Leibeswand an der Umbeugungsstelle ins Amnion oder in der Nähe derselben je eine Vene von der Allantoisanlage kopfwärts verlaufen und an der Einmündungsstelle der Ductus Cuvieri in den Sinus venosus, in dieselben jederseits einmünden. Immer deutlicher, auch mit freiem Auge sichtbar, werden diese beiden Venen bis gegen die 100. Stunde und scheinen auch sowohl von v. BAER als von RATHKE gesehen worden zu sein, doch giebt v. BAER an, dass sie (er nennt sie untere Venen des Hinterleibes) sich vor dem Herzen zu einem gemeinsamen Stamme verbinden und dass aus ihrer Vereinigung in der Folge die Nabelvene hervorgehe, während RATHKE sie zu einer Zeit gesehen hat, wo die rechte, von der er annimmt, dass sie in den Stamm der Nabelvene einmünde, bereits im Verschwinden begriffen war.

In der ersten Zeit ihres Bestehens spielen die beiden Umbilicalvenen fast ausschließlich die Rolle von Bauchwandvenen, obwohl sich gewöhnlich schon mit ziemlicher Sicherheit ein Zusammenhang zwischen ihnen und den Gefäßen der Allantoisanlage nachweisen lässt. Häufig sieht man sie auch während ihres Verlaufes in der primitiven Bauchwand an einzelnen Stellen in mehrere Ästchen zerfallen, die sich aber rasch wieder zu einem gemeinsamen Stamme

vereinigen. Mit dem zunehmenden Wachstume der Allantois fließt das Blut aus derselben immer mehr durch die beiden Umbilicalvenen dem Herzen zu und sie erweitern sich in Folge dessen allmählich, doch erscheinen sie jetzt nicht mehr als zwei gleich starke Gefäße, sondern die rechte ist nicht unbedeutend stärker als die linke. Nach der 80. Stunde zerfällt das vordere Ende der linken Umbilicalvene in mehrere Zweige (Schema IV), von denen einer oder zwei noch in den linken Ductus Cuvieri an seiner Umbeugungsstelle aus der seitlichen Leibeswand gegen den Sinus venosus hin einmünden, während ein Zweig mit dem Gefäßnetz des linken Leberlappens, dort, wo dieser mit der seitlichen Leibeswand verbunden ist, sich in Verbindung setzt. Von diesem Zeitpunkte an beginnt nun die linke Umbilicalvene, da durch ihre Verbindung mit den Venen des linken Leberlappens die Bedingungen für den Abfluss des Blutes aus ihr günstiger geworden zu sein scheinen, sich bedeutend zu erweitern und ist ungefähr um die 100. Stunde eben so weit geworden wie die rechte, die noch immer rechterseits an der Mündungsstelle des Ductus Cuvieri in den Sinus venosus in diesen einmündet (Schema V).

Nach der 100. Stunde aber verengt sich der vorderste Abschnitt der rechten Umbilicalvene in dem Maße, als die linke an Weite zunimmt und verschwindet um die 110.—115. Stunde vollständig, während sich in ihrem hinteren Abschnitte der Blutstrom gegen den Stiel der Allantois hin umkehrt und nun das Blut aus der rechten seitlichen Bauchwand gegen den Nabel hin der linken Umbilicalvene zuführt<sup>1</sup>. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung geht jedoch auch dieser Rest der rechten Umbilicalvene vollständig zu Grunde. Die linke Umbilicalvene hat sich inzwischen parallel mit der bedeutenden Vergrößerung der Allantois zu einem mächtigen Gefäße entwickelt, welches mit dem vollständigen Verschluss des Nabels der Mittellinie immer näher gebracht wurde und liegt nun zwischen die beiden Leberlappen in eine Furche eingebettet (Fig. 14) und durchbricht den vordersten Theil der Brücke zwischen beiden Leberlappen, um gemeinsam mit der linken Lebervene in den vordersten Abschnitt des Ductus venosus einzumünden (Schema VI). Diese Einmündungsweise der Umbilicalvene war bereits RATHKE bekannt und mit Recht bestreitet dieser Forscher die Behauptung v. BAER's, dass die Umbilical-

<sup>1</sup> Manchmal scheint es auch vorzukommen, dass die rechte Umbilicalvene eine ähnliche Verbindung mit dem rechten Leberlappen eingeht, wie dies bei der linken der Fall ist, doch ist auch eine solche Verbindung von nur kurzem Bestande.



vene Zweige an die Leber abgebe. Ganz irrig und unrichtig war die Anschauung v. BAER's, dass die Umbilicalvene in die V. omphalo mesenterica vor deren Eintritt in die Leber einmünde. Auch BALFOUR spricht sich in derselben unrichtigen Weise über die Einmündung der Umbilicalvene aus und liefert auch dem entsprechende Abbildungen, aber auch die übrige Schilderung der Entwicklung des Venensystems ist bei BALFOUR<sup>1</sup> eine in vielen Punkten fehlerhafte.

Die Einmündung der Umbilicalvene in den Ductus venosus erfolgt jedoch bis zum neunten oder zehnten Tag nicht durch einen einfachen Kanal, sondern durch eine Reihe von kleinen in der Richtung des Gefäßes gelegenen Kanälen, zwischen welchen noch einzelne Leberbalken liegen, erst indem diese allmählich schwinden, stellt sich eine offene weite Kommunikation zwischen Umbilicalvene und Ductus venosus (in so weit man auf den späteren Stadien von einem Ductus venosus noch sprechen kann) her.

Was die Entwicklung der zu- und abführenden Venen der Leber anbelangt, so ist darüber Folgendes zu sagen. Während vor der 50. Stunde das aus den Venae omphalo mesentericae stammende Blut zum größten Theile direkt durch den Ductus venosus dem Herzen zuströmte und nur ein geringerer Theil durch die zwischen den Leberbalken ziemlich gleichmäßig angeordneten, mit dem Ductus venosus während seines ganzen Verlaufes durch die Leber allenthalben in Verbindung stehenden Venenkanäle floss, beginnen sich um die 80. Stunde bereits mehr oder weniger deutlich größere Äste der V. omphalo mesenterica bei ihrem Eintritte in die Leber als zuführende Gefäße, und welche in der Nähe der Austrittsstelle des Ductus venosus aus der Leber in diesen einmündend, als abführende hervorzubilden. Auf diese Weise entsteht ein großer zuführender Ast aus der V. omphalo mesenterica für den linken Leberlappen und mehrere zuführende Äste für den rechten Lappen, die nahe der Stelle, wo die V. omphalo mesenterica an den rechten Leberlappen herantritt, von ihr abgehen. Eben so bildet sich eine mächtige abführende Vene für den rechten und eine für den linken Leberlappen, in welcher letztere unmittelbar an ihrer Mündungsstelle in den Ductus venosus sich die V. umbilicalis einsenkt.

Aus dem Ductus venosus wächst inzwischen nach der 90. Stunde nahe der Stelle, wo die Einmündung der rechten Lebervene sich zu markiren beginnt, die V. cava inferior hervor (Schema V).

<sup>1</sup> M. FOSTER und F. M. BALFOUR, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere.

Nach der 100. Stunde, indem die Leber allmählich sehr an Masse zunimmt, trennen sich die Verästelungen des Ductus venosus immer deutlicher in abführende und zuführende Venen und in demselben Maße nimmt das Mittelstück des Ductus venosus immer mehr an Weite ab, so dass es schließlich um die 140. Stunde nur mehr ganz dünn ist und um die 150.—160. Stunde vollständig schwindet. Nun muss alles Blut, welches durch die V. omphalo mesenterica der Leber zugeführt wird, ihr Kapillarnetz passieren und vom Ductus venosus erhält sich nur das Endstück als gemeinsamer Stamm der Hohlvene der beiden Lebervenen und der Umbilicalvene<sup>1</sup> (Schema VI, VIII).

Die Umbilicalvene geht nämlich mit Beginn der Luftathmung nicht vollständig zu Grunde, sondern es erhält sich vielmehr zeit-lebens ihr in der Bauchhöhle gelegener Abschnitt als eine zwischen beiden Leberlappen in der Tiefe der Medianfurche verlaufende Vene, welche ihr Blut aus dem subserösen Gewebe der vorderen Bauchwand bezieht<sup>2</sup>.

Schon in den späteren Brüttagen erscheint die V. cava inferior nicht mehr als ein Ast des Ductus venosus, sondern dieser stellt nun vielmehr ihre direkte Fortsetzung dar und kann daher auch nicht mehr besonders bezeichnet werden. An den Einmündungsverhältnissen der beiden Lebervenen und der Umbilicalvene ändert sich jedoch durchaus nichts.

Cardinalvenen und hintere Hohlvene. Die ersten auftretenden Körpervenen sind die V. cardinales anteriores, welche auf dem Wege des Mesocardium laterale (KÖLLIKER) sich mit dem vereinigten Stamm der V. omphalo mesenterica zum Sinus venosus vereinigen. Ihnen folgen die V. cardinales posteriores, was die Zeit der Entstehung anbelangt, unmittelbar nach, sie vereinigen sich mit den V. cardinales anteriores dort, wo diese gegen die seitliche Leibeswand hin umbiegen, jederseits zu einem gemeinschaftlichen Stamm, dem Ductus Cuvieri. Mit dem zunehmenden Wachsthum des Embryo nehmen auch die hinteren Cardinalvenen sowohl an Weite als auch an Länge bedeutend zu und verlaufen zu beiden Seiten der Aorta dorsal von der Mesonephrosanlage, aus welcher sie vorwiegend ihr Blut beziehen. Später ergießt sich auch immer mehr und mehr das

<sup>1</sup> BALFOUR lässt den Ductus venosus sich während des ganzen Embryonal-lebens bis zum Beginne der Luftathmung erhalten, was eben so unrichtig ist, als dass die beiden Lebervenen ihre ursprüngliche Einmündung in den Ductus venosus aufgeben, um gesondert in die V. cava einzumünden.

<sup>2</sup> Wird auch von MILNE EDWARDS erwähnt.

Blut des Rumpfes in sie und mit dem Auftreten der Extremitätenanlagen werden sie weiter durch Zweige aus diesen wesentlich verstärkt. Und zwar mündet nicht nur die primitive Vene der hinteren Extremität, sondern auch die der vorderen in die hinteren Cardinalvenen.

Ungefähr um die 100. Stunde findet man die Einmündungsstelle der V. subclavia ein gutes Stück weit hinter dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren Cardinalvenen zum Ductus Cuvieri beiläufig in der Höhe der Leberanlage. Das Blut aus der hinteren Extremität wird auf diesem Stadium der hinteren Cardinalvene ausschließlich durch die V. hypogastrica zugeführt, welche demnach als die primitive Vene der hinteren Extremität aufzufassen ist.

Mit dem fortschreitenden Wachsthum der Extremitäten sieht man schon mit freiem Auge oder bei ganz geringer Vergrößerung auch an ihrem distalen Ende eine Vene auftreten. Diese Vene, welche ich als Randvene der Hand und des Fußes bezeichnen will, findet sich sowohl an der vorderen als auch an der hinteren Extremität in gleicher Weise angelegt und säumt gewissermaßen das distale Ende der betreffenden Extremität ein und verläuft, indem sie durch eine Menge kleinerer Zweige verstärkt wird, an der medialen Seite jeder Extremität nach vorwärts, um als V. subclavia oder V. hypogastrica in der geschilderten Weise in die hintere Cardinalvene einzumünden. Die Randvene erhält sich aber nur kurze Zeit und verschwindet als solche, sobald die Gliederung der Extremitäten einmal weitere Fortschritte macht.

Nach der 90. Stunde der Bebrütung entwickelt sich zuerst als ein ganz schwacher Ast des Ductus venosus die V. cava inferior. Sie erscheint mit ihrem Endstück in die dorsale Partie des rechten Leberlappens eingeschlossen und gelangt, wenn man ihren Verlauf gegen die Peripherie hin verfolgt, zunächst von der Leber in einen der rechten Seite des Magengekrüses aufsitzenden Längswulst, welcher nach vorn zu eben an der Stelle, wo die V. cava inferior in ihn übergeht, mit der Leber und mit der Lungenanlage in Verbindung steht. (Später entwickelt sich aus diesem Längswulst eine einfache, das Mesogastrium mit der Lunge und Leber in Verbindung setzende Gekrüsplatte.) In diesem Längswulst verlaufend, gelangt die V. cava inferior dann weiter an die ventrale Seite der rechten Urniere, der entlang sie eine Strecke weit nach rückwärts verläuft. Dabei schließt sie sich allmählich der Mittellinie immer mehr an, empfängt einen ziemlich bedeutenden, aus der linken Urniere stammenden



rückläufigen Ast und theilt sich endlich gegen das hintere Ende der Urnieren in zwei schwache Zweige, welche, dem medialen Rande jeder Urniere angeschlossen, noch eine kurze Strecke weit nach rückwärts zu verfolgen sind (Schema VII).

Die hintere Hohlvene erweitert sich nun sehr rasch und führt das Blut der Urnieren immer mehr dem Herzen zu, während die der Brusthöhle entsprechenden Abschnitte der hinteren Cardinalvenen immer enger und enger werden. Dabei entwickelt sich innerhalb der Urnieren ein Venennetz, welches dem Blute aus den hinteren Cardinalvenen den Abfluss gegen die V. cava inferior hin gestattet. Es entwickelt sich auf diese Weise ein Pfortadersystem der Urniere, welches, wie ich gleich vorausschicken will, nur von vorübergehendem Bestande ist. Der der Brusthöhle entsprechende Abschnitt der hinteren Cardinalvenen schwindet nun allmählich vollständig, nur ihr vorderster Abschnitt, von der Einmündungsstelle der V. subclavia angefangen, bleibt erhalten (Schema VIII) und stellt schließlich die direkte Fortsetzung der V. subclavia dar, indem er sich mit der durch das Wachsthum der Brustorgane einhergehenden Verbreiterung des Thorax allmählich aus der Nachbarschaft der Aorta entfernt (Schema IX). Das Wurzelgebiet der hinteren Cardinalvene hat inzwischen auch eine mächtige Erweiterung dadurch gefunden, dass sich eine zweite Vene der hinteren Extremität, welche viel weiter vorn in die hintere Cardinalvene einmündet, die Vena iliaca gebildet hat.

Die hintere Hohlvene wird nun immer mächtiger, indem sie auch Zweige aus der Keimdrüsenanlage aufnimmt, dabei verkürzt sich aber ihr Ast aus der linken Urniere immer mehr.

Mit dem Auftreten der bleibenden Nieren beginnen sich nun weiter wichtige Veränderungen geltend zu machen. Die Anlage der bleibenden Nieren findet sich stets an der medialen Seite der Cardinalvenen, dorsal von der Urniere und der Ureter liegt der medialen Seite der Cardinalvenen innig angeschlossen. Aus dem vordersten Abschnitte der Niere entwickelt sich eine kleine Vene, welche in die hintere Cardinalvene einmündet, während diese von der immer mächtiger wachsenden Niere allmählich vollständig umwachsen wird, dabei empfangen sie immer noch mächtige Zweige von den Urnieren. Mit dem allmählichen Schwinden der Urniere und der immer mächtigeren Entwicklung der bleibenden Nieren verbinden sich die beiden Cardinalvenen von der Einmündungsstelle der V. iliacae aus durch zwei schief gegen die V. cava inferior aufsteigende Äste mit dieser, wo sie ihren großen Ast aus der linken Urniere empfängt und auf

diese Weise geht das Pfortadersystem der Urniere zu Grunde<sup>1,2</sup>. Die Hauptvene der hinteren Extremität ist jetzt die V. iliaca, während die V. hypogastrica ganz in der Entwicklung zurückgeblieben ist, weiterhin haben sich die hinteren Enden der hinteren Cardinalvenen durch eine kurze Anastomose mit einander verbunden und aus dieser Verbindung entspringt der Kommunikationsast mit der Pfortader. Auf diese Weise ist der definitive Zustand des Venensystems hergestellt. Was das Schicksal der beiden Wurzeläste der V. cava inferior ist, konnte ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, doch glaube ich, dass sich aus ihnen die beiden Venen der Hoden oder Ovarien entwickeln, während die an der medialen Seite jeder Niere gelegene Vene (Schema IX) eine selbständige Bildung sein dürfte.

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Schemata gültige Bezeichnungen:

<i>Al</i> Allantois,	<i>V.ci</i> Vena cava posterior (inf.),
<i>C.A</i> Kommunikationsast mit der Pfortader,	<i>V.c.p</i> Vena cardinalis posterior,
<i>D</i> Darmkanal,	<i>V.h</i> Vena hypogastrica,
<i>D.c</i> Ductus Cuvieri,	<i>V.il</i> Vena iliaca,
<i>D.c.s</i> Ductus Cuvieri sinister,	<i>V.h.d</i> Vena hepatica dextra,
<i>D.v</i> Ductus venosus,	<i>V.h.s</i> Vena hepatica sinistra,
<i>D.Pf</i> vordere Darmpforte,	<i>V.L</i> vorderer Leberblindsack,
<i>E.V</i> Enddarmvene,	<i>V.o.m</i> Vena omphalo mesenterica,
<i>H.L</i> hinterer Leberblindsack,	<i>I.V.R</i> erster venöser Ring,
<i>P</i> Pankreasanlage,	<i>II.V.R</i> zweiter venöser Ring,
<i>S.v</i> Sinus venosus,	<i>V.s</i> Vena subclavia,
<i>V.c.a</i> Vena cardinalis anterior,	<i>V.u (s.d)</i> Vena umbilicalis (sinistra, dextra).

### Tafel XXIV.

Schema I—V stellt die Entwicklung der V. omphalo mesentericae und der Umbilicalvenen dar.

I. Zustand der V. o. m. um die 58. St.

II. - - - - - 65. - erster venöser Ring um den Darm.

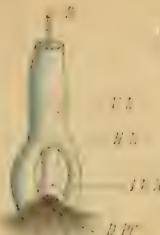
<sup>1</sup> v. BAER hatte bereits den Schluss gemacht, dass das Blut aus den Cardinalvenen in die Hohlvene auf dem Wege eines Gefäßnetzes der Urniere gelangen müsse, ohne es bestimmt gesehen zu haben.

<sup>2</sup> Die geschilderte Anastomosenbildung zwischen V. cardinales und hinterer Hohlvene wurde von RATHKE bereits richtig dargestellt.

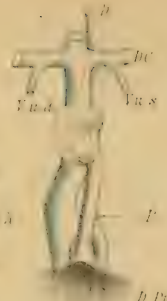
Sch 1



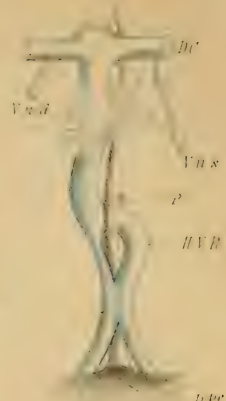
Sch 2



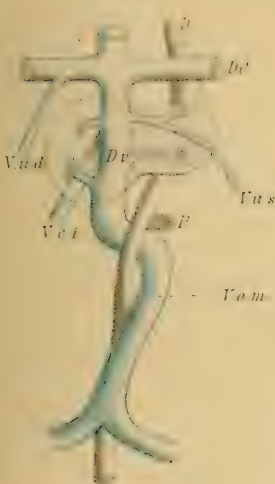
Sch. 3



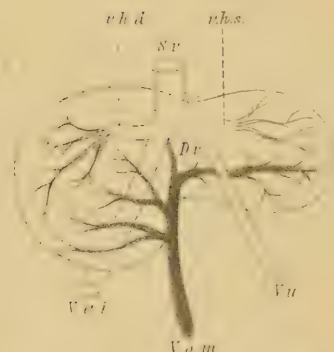
Sch 4



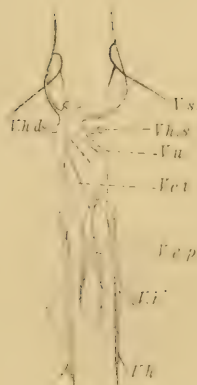
Sch 5



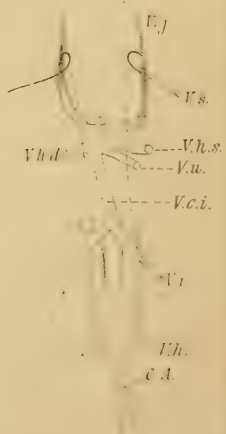
Sch 6



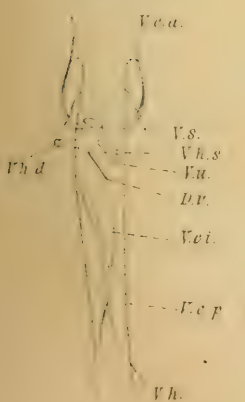
Sch. 8



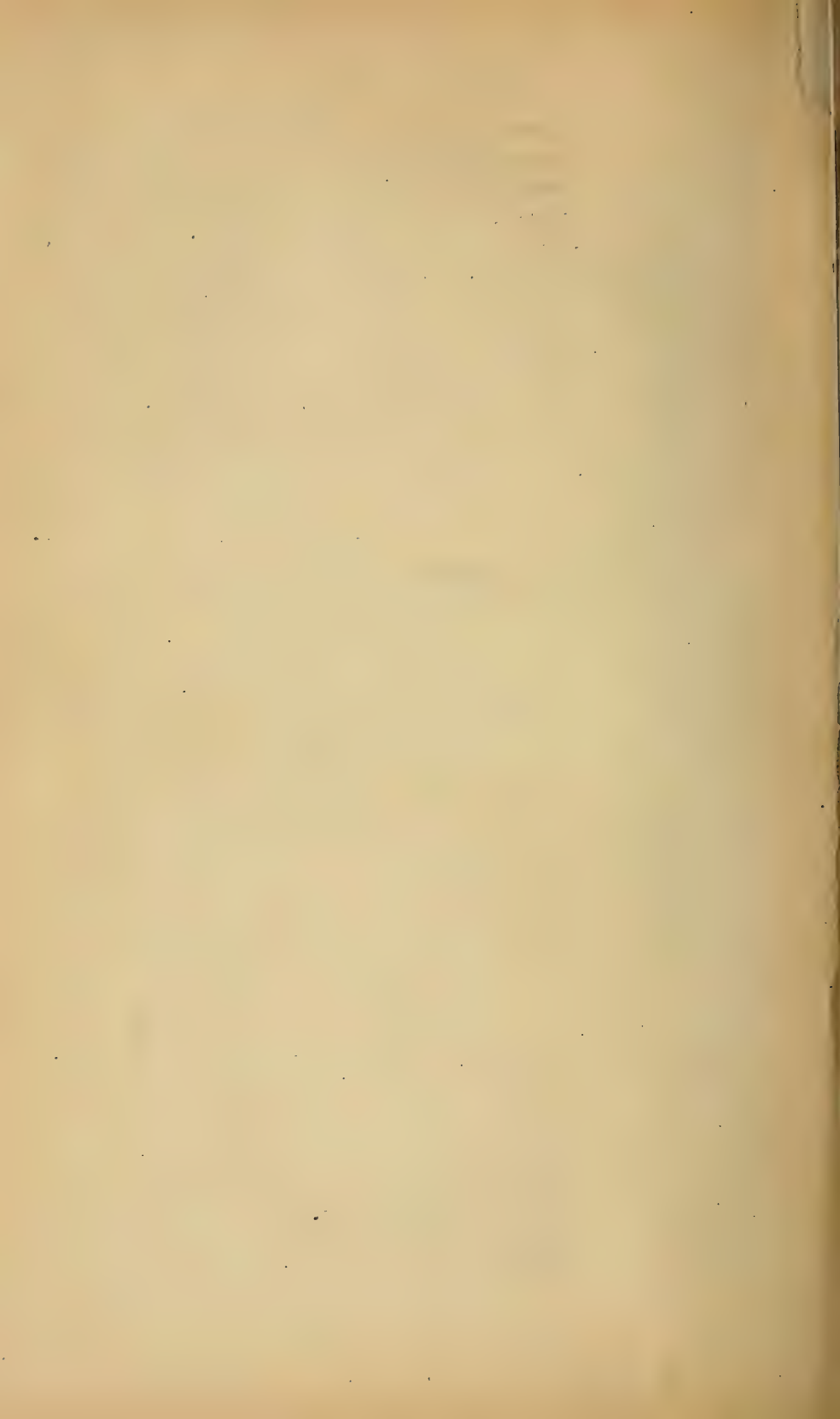
Sch 9.



Sch 7.







III. Zustand der V. o. m. um die 75. St. der erste venöse Ring ist wieder verschwunden.

IV. - - - - - 80. - zweiter venöser Ring um den Darm entwickelt.

V. Definitiver Zustand der Venae omphalo mesentericae bis zum Verschwinden des Ductus venosus (100 St.).

Schema VI. Darstellung der Lebergefäße um die 140. Stunde unmittelbar vor dem Schwinden des Ductus venosus.

Schema VII—IX. Entwicklung der Körpervenenstämme.

VII. am Beginne des 5. Tages.

VIII. am Ende des 7. Tages.

IX. gegen die späteren Brüttage bis zum Beginne der Luftathmung.

---

# Über die Polypodie bei Insekten-Embryonen.

Von

**Prof. Veit Graber**

in Czernowitz.

---

Mit Taf. XXV und XXVI.

---

Behufs Vervollständigung meiner demnächst zur Publikation gelangenden ausgedehnten Untersuchungen über die Embryologie und speciell über die Keimblätter der Insekten verschaffte ich mir dieses Jahr u. A. auch eine vollständige Serie der Entwicklungsstadien des Maikäfers. Während ich nun dieses, in mehrfacher Beziehung äußerst lehrreiche Material verarbeitete, wobei ich insbesondere auch auf die Isolirung des Keimstreifs große Sorgfalt verwandte, zeigte es sich, dass die schon bei mehreren Insektenkeimlingen nachgewiesenen, den Brustbeinen homologen, aber meist ganz rudimentär erscheinenden Anhänge am ersten Abdominalsegment hier, beim Maikäfer, eine ganz auffallend starke und eigenthümliche Entwicklung erreichen, indem sie, in gewissen Stadien, die eigentlichen Beine an Länge übertreffen und eine ausgesprochene Sackform annehmen.

Dieser interessante Fund und der Umstand, dass ich diesen bedeutungsvollen, aber bisher von den meisten Embryologen wenig oder gar nicht beachteten Organen auch schon früher, bei anderen Insekten, nachgespürt hatte, veranlasste mich nun, sie zum Gegenstand einer besonderen Arbeit zu machen. Das Ziel der letzteren ist aber folgendes. Da die in Rede stehenden, den eigentlichen oder thorakalen Beinen folgenden Anhänge, wie seiner Zeit zuerst von mir<sup>1</sup> ausgesprochen wurde, den sichersten Beweis dafür liefern, dass die Hexapoden von polypoden Formen, d. i. von Thieren ab-

---

<sup>1</sup> Die Insekten. München 1877. pag. 6.



stammen, die mehr als drei Beinpaare besaßen, so kommt es offenbar zunächst darauf an, zu zeigen, in wie weit die betreffenden, als phylogenetische Urkunden oder Vorfahrencharaktere in Anspruch genommenen Ventralanhänge des Abdomens den präabdominalen Stammgliedmaßen gleichwerthig sind und mit ihnen eine homologe Reihe bilden.

Zweitens war ich dann bestrebt, die äußeren und inneren Modifikationen, durch welche sich die in Rede stehenden provisorischen Embryonalorgane von den bleibenden Brustanhängen unterscheiden, aufzudecken: denn nur auf diesem Wege dürfte es gelingen, über die Funktion klar zu werden, welche diese Organe bei gewissen Insekten, bei denen sie eine stärkere Entfaltung erreichen, in dem der Untersuchung freilich wenig zugänglichen Leben des Embryo zu verrichten geeignet sind.

Außerdem werde ich die Gelegenheit wahrnehmen, im Anschluss an das eigentliche Thema, auch einige andere, durch die Abbildungen illustrierte wichtige Punkte, so namentlich über die Segmentirung<sup>1</sup> und die Gliedmaßenanlage zu berühren.

Noch ein paar Worte über die Präparation der zur Darstellung gebrachten Objekte.

Die Eier und zumal jene des Maikäfers, die partienweise in etwas befeuchtem Sand aufbewahrt wurden, kamen zuerst in eine auf 60° C. erwärmte Jod-Jodkaliumlösung, worauf sie nach der gewöhnlichen Methode in Alkohol gehärtet wurden. Nach Entfernung der Schale färbte ich sie mit Boraxkarmin und zog mit schwach angesäuertem Alkohol aus. Die zu isolirenden Keimstreifen wurden aufs allersorgfältigste von den anhaftenden Dotterelementen, sowie von den Embryonalhäuten befreit und entfernte ich z. Th. auch die Mitteldarmhaut resp. deren bandförmige Lateralanlagen. Um sie möglichst durchsichtig zu machen, schloss ich sie in eine Styraxlösung, manche auch in Glyceringelatine ein.

Die zur Zerlegung mit dem Mikrotom bestimmten Eier legte ich in Cedernholzöl und dann in sogenanntes Zugparaffin, das bei einer mittleren Temperatur von 16° R. sehr schöne Bandserien giebt.

---

<sup>1</sup> Vgl. meine neue Arbeit (dieses Jahrbuch Bd. XIV), Die primäre Segmentirung des Insekten-Keimstreifs.

### Frühere Angaben.

Die erste Mittheilung über die in Rede stehenden Organe wurde bereits 1844 von RATHKE<sup>1</sup> gemacht. Er beschreibt und zeichnet bei der Maulwurfsgrille an den Seiten der Hinterleibsbasis eigenthümliche, mit einem Stielchen an der Haut befestigte Scheibchen (vgl. unsere Taf. XXV Fig. 13 *h<sub>1</sub>a*), die er als pilzhutartige Körper bezeichnet. So viel ich mich erinnere — die betreffende Arbeit konnte ich hier nicht aufreiben — lässt RATHKE die Frage nach dem morphologischen Werth bezw. nach der Homologie dieser Anhänge mit den Thorakalbeinen ganz unberührt. Dagegen spricht er sich über die Funktion derselben aus, indem er sie — aber ohne nähere Begründung — als kiemenartige Athmungseinrichtungen betrachtet.

Eine weitere, aber wie sich zeigen wird, inzwischen zweifelhaft gewordene Angabe enthält die 1870 erschienene Arbeit von BÜTSCHLI<sup>2</sup> betreffs der Biene.

Er sagt hierüber pag. 537: »Eigentlich ist überhaupt kein Segment ohne die Andeutung eines Anhanges; sehr deutlich sind die drei thorakalen Segmente mit nach hinten und etwas nach außen vorspringenden kurzen Anhängen versehen und bei aufmerksamer Beobachtung der folgenden (abdominalen) Rumpfsegmente bemerkt man einen sehr schwachen ähnlichen Vorsprung an ihnen allen.« Hierzu sei vorläufig nur bemerkt, dass ich an der citirten, sonst mit gewohnter Meisterschaft gezeichneten Fig. 17 nichts auch nur einigermaßen einem vom Segment sich frei erhebenden Anhang Ähnliches dargestellt finde.

KOWALEVSKY'S<sup>3</sup> klassische Darstellung der Embryologie von *Hydrophilus* war auch grundlegend für die Frage nach den Abdominalbeinen. Die wichtigsten, zunächst auf den Schwimmkäfer bezüglichen Daten sind folgende. Fig. 6 giebt eine Kopie der KOWALEVSKY'schen Fig. 8, welche das jüngste, uns näher interessirende Stadium darstellt. Man sieht (vgl. pag. 35) hier »die Furchen,

<sup>1</sup> RATHKE, Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille. Archiv für Anat. und Phys. 1844.

<sup>2</sup> BÜTSCHLI, Die Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 1870.

<sup>3</sup> Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. (Memoires de l'acad. imp. d. scienc. de St. Pétersbourg. 1871. VII. serie. Tome XVI. No. 12.)

welche schon Anfangs die Grenzen der Segmente andeuteten. Sie erreichen in diesem Stadium (und in den nächstfolgenden) ihre größte Entwicklung und werden später immer etwas undeutlicher. Zwischen den vier vorderen, zum Kopfsegment zusammenschmelzenden Segmenten ( $kl$ ,  $k_1$ ,  $k_2$ ,  $k_3$ , d. i. der Vorderkopf und die drei Kiefersegmente) gehen sie (später) vollständig zu Grunde. Bei demselben Embryo sehen wir schon die ersten Vorgänge zur Extremitätenbildung. Es sind nämlich die acht oberen (vorderen) Segmente (das erste oder Vorderkopfsegment nicht mitgezählt). Die fünf letzten — also nach KOWALEVSKY die drei Brust- ( $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$ ) und die zwei ersten Hinterleibssegmente ( $h_1$ ,  $h_2$ ) — erheben sich bedeutend an ihrem hinteren Ende. An der Grenze der Kopflappen ( $kl$ ) tritt jederseits ein verdickter Streifen ( $f$ ) auf, der die erste Anlage der Fühler ist.

Nach dieser Darstellung — das wolle man vor Allem beachten — gehören also die fraglichen Abdominalanhänge zu den primitiven Segmentfortsätzen und sind nicht allein nach der Art, sondern auch nach der Zeit ihres Ursprunges vollkommen den ventralen Brust- und Kopfgliedmaßen homolog. Andererseits muss aber auch gleich hinzugefügt werden, dass KOWALEVSKY, wie sich später ergeben wird, ein Paar Rumpfanhänge zu viel zählt, indem nur das erste Hinterleibssegment ( $h_2$ ) deutliche Anhänge trägt.

KOWALEVSKY's nächste Angabe (pag. 37) bezieht sich auf das in seiner Figur 9 und 10 (vgl. meine Fig. 2 und 3) dargestellte Stadium. »Besonders entwickelt ist das zweite Maxillenpaar ( $k_3$ ) (das in meiner Figur aber unter den Kiefern weitaus das kleinste ist!). Das vierte Fußpaar (also das erste abdominale  $h_1a$ ) stellt sich aber als ein kleiner (etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge der Brustbeine erreichender) Höcker dar. Von der Anlage des fünften Paares — also von Anhängen des zweiten Abdominalsegmentes — (Fig. 2 und 3  $h_2a$ ) ist keine Spur mehr vorhanden.« Später heißt es dann noch, dass das Fußpaar auf dem ersten Bauchsegment in schneller Verkleinerung begriffen ist.

Beachtenswerth ist ferner KOWALEVSKY's Darstellung über die Anhänge der Biene. In seiner Taf. XI Fig. 15, 16 und 17 sieht man sehr scharf markirte stummelartige Thorakalanhänge ( $f$ ), aber keine Spur von abdominalen Ausstülpungen. Maßgebend dünkt mich in dieser Hinsicht insbesondere der optische Median-schnitt in Fig. 17, wo die Haut der Thorakalsegmente in der Mitte



verdickt, jene der abdominalen Metameren aber in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig dünn (also ohne irgend eine Höckerbildung) erscheint.

Eine nähere Besprechung verdient dann noch das von KOWALEVSKY in den Fig. 9 und 10 der Taf. XII illustrierte Verhalten bei den Schmetterlingen (speciell bei *Sphinx populi*). Auf dem Stadium (Fig. 8), wo die erste Anlage der Gliedmaßen stattfindet, sieht man nur die typischen Insekten-Ventralanhänge, nämlich ein Paar Fühler (*l*), drei Paar Kiefer (*m*) und drei Paar Brustbeine (*f*). Auf dem späteren Stadium (Fig. 10) hingegen, wo die genannten Gliedmaßen schon deutlich differenziert sind, zeichnet KOWALEVSKY hinter dem letzten thorakalen Fußpaar noch zehn Paar kurze, neu aufgetretene Abdominalanhänge, also eines für jeden Hinterleibsring, ein Verhalten, das ich jedoch für andere, z. Th. nahe verwandte Schmetterlinge, z. B. *Sphinx tiliae* und *Gasteropacha quercifolia* nicht bestätigen kann. Näheres hierüber, sowie über die im Vergleich zu *Hydrophilus* ganz abweichende Lage der Anhänge der typischen Gliedmaßen werde ich später berichten.

Der Zeit nach folgen nun eigene Angaben betreffs der Abdominalbeine bei *Mantis*. Fig. 1 in Bd. I meines Buches »Die Insekten«<sup>1</sup> zeigt einen Embryo, an welchem das erste Hinterleibssegment (*h*<sub>1</sub>) ein Paar mit den typischen Beinen vollkommen homologe Anhänge trägt, die fast die halbe Länge der letzteren erreichen.

Später entdeckte ich dann im gleichen (zu Ostern auf einer Anhöhe bei Triest gefundenen) Eier-Cocon, aus dem der erwähnte Embryo stammt, einen anderen (Taf. XXV Fig. 8), der nicht nur am ersten, sondern auch am zweiten Abdominalsegment ein paar Anhänge (*h*<sub>2a</sub>) trägt und auf dieses Exemplar bezieht sich eine Stelle im II. Bd. meines Insektenbuches, pag. 425, wo es heißt: »Die Zahl der Embryonalbeine ist aber wechselnd; bei *Hydrophilus* sind es nach KOWALEVSKY meist fünf (recte vier!), bei *Mantis* vier Paare bisweilen gleichfalls mit der Spur eines fünften.«

Eine besondere Aufmerksamkeit widmet unserem Gegenstande BALFOUR<sup>2</sup> in seiner vergleichenden Embryologie. Zunächst betrachtet er, pag. 357, gleich mir, das Vorkommen von gewissen Abdominalanhängen als »eine Thatsache, welche beweist, dass die Insekten von

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> F. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von VETTER. I. Bd. Jena 1880.

Vorfahren mit mehr als drei Paar Gangbeinen<sup>1</sup> abstammen«. Ganz gerechtfertigt ist ferner die von ihm pag. 355 aufgeworfene Frage. »ob alle oder wenigstens einige der (ventralen Abdominal-Anhänge verschiedener Arten, die an den hintersten Segmenten vorkommen, zu derselben Kategorie gehören wie die Beine«. Ihr gänzlicher Mangel beim Embryo oder mindestens (Abdominalbeine der Lepidoptera! ihr spätes Auftreten scheinen ihm gegen diese Anschauung zu sprechen.

Von größter Wichtigkeit ist aber speciell BALFOUR's Entdeckung, dass bei gewissen Spinnen (*Agelena labyrinthica*) an den ersten vier Abdominalsegmenten sehr deutliche »provisorische Anhänge« vorkommen. Man sieht dieselben sehr schön auf Fig. 200. *C, D, E. pr. p.*, insbesondere aber auf Fig. 201 *A*, wo speciell das letzte Paar eine sehr beträchtliche Länge erreicht. Sie erscheinen hinsichtlich ihrer Ansatzstelle den eigentlichen Beinen vollkommen gleichwerthig<sup>2</sup>.

GRASSI<sup>3</sup> in seiner Embryologie der Biene bemerkt pag. 43 zu BÜTSCHLI's Angaben betreffs des angeblichen Vorkommens abdominaler Anhänge, dass jener durch die tiefen Intersegmentaleinschnitte getäuscht wurde.

Sehr ausführliche Daten giebt ferner AYERS<sup>4</sup> in seiner gehaltenen Entwicklungsgeschichte einer Grille. Höchst interessant ist zunächst die pag. 239 geschilderte und durch Fig. 5 Taf. XVIII erläuterte Gliederung eines ganz jungen, noch völlig gliedmaßenlosen Keimstreifs. Er sondert sich in vier Abschnitte: 1) In ein großes Vorderkopfsegment, an dem hinten durch Aussackungen die Fühler entstehen. 2) In ein den kiefertragenden Theil des Kopfes umfassendes Segment, das einerseits vom Vorderkopf und andererseits vom Brusttheil durch eine Querfalte abgeschnürt ist. 3) In ein Brustsegment, etwas breiter, wie das eben genannte und gleichfalls scharf abgegrenzt und 4) endlich in ein Hinterleibssegment, das Anfangs verhältnismäßig sehr kurz ist und sich später

<sup>1</sup> Nach meinen Untersuchungen bleibt es sehr fraglich, ob die Abdominalanhänge wirkliche Beine waren.

<sup>2</sup> Vgl. hierzu noch die Angaben METSCHNIKOFF's über den Skorpion (Zeitschrift f. wiss. Zoologie. 1870) und jene von CRONEBERG (Zool. Anz. 1887. Nr. 247. pag. 163) über Galeodes.

<sup>3</sup> GRASSI, *Intorno allo sviluppo delle api nell' novo.* (Atti d. Acad. Gioenia di science nat. in Catania. 1884.)

<sup>4</sup> H. AYERS, *On the development of Oecanthus niveus and its parasite, Te'eas.* (Mem. of the Boston Soc. of nat. hist. Vol. III. No. 8. 1884.)

schwanzartig verschmächtigt. In der Folge verschwindet die scharfe primäre Trennung zwischen Hinterkopf (Kieferregion) und Brust und entstehen auf diesem Abschnitt sechs Paare von Protuberanzen, nämlich  $h_1$ ,  $h_2$ ,  $h_3$  und  $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$ , von welchen zu einer gewissen Zeit die hinteren fünf Paare unter sich ganz gleich erscheinen, während das erste oder Mandibelpaar sehr zurücktritt. Diese Gliedmaßenanlagen bestehen, wie namentlich schön am Längsschnitt Fig. 25 Taf. XXII zu erkennen, aus einer Ektodermfalte, die von einem Mesodermsack ausgekleidet ist. Bald nach der Auskleidung der Gliedmaßenanlagen durch das Mesoderm entsteht allmählich eine variable Anzahl von Protuberanzen am Hinterleib, welche den ersten Anfängen der Kopf- und Brustgliedmaßen ganz ähnlich sind. Von diesen Abdominalfortsätzen erreichen aber nur zwei Paare eine nennenswerthe Entwicklung, nämlich das am ersten und letzten Ring. Die Anhänge des ersten Hinterleibssegmentes wachsen etwa bis zur Länge der reifen Mandibeln und verschwinden dann. Sie variiren in der Form zwischen der eines fingerartigen Fortsatzes und eines lappenartigen Auswuchses. Wie unsere Kopie Fig. 25 auf Taf. XXVI lehrt, sind die erwähnten Anhänge ( $h_1a$ ) den Brustbeinen ( $b_3$ ) ganz homolog, wenden aber ihre Spitze nicht nach innen, sondern nach außen. Ob die von AYERS auf den folgenden Abdominalsegmenten in der Zeichnung angedeuteten Fortsätze ( $h_2$  etc.) wirklich als selbständige Gebilde aufzufassen sind, muss ich fraglich lassen.

Außer den erwähnten Stummelbeinen am ersten Abdominalsegment beschreibt AYERS noch andere am gleichen Ring entspringende Anhänge, die aber, wie aus meinen späteren Mittheilungen erhellen wird, aus den Stummelbeinen selbst hervorgehen. Es heißt hierüber pag. 251: „Die Funktion der Athmung macht sich zuerst zur Zeit der Umrollung des Embryo bemerkbar und zwar durch das Auftreten von zwei Paaren seitlicher Auswüchse des Ektoderms, welche in der Pleuralregion <sup>(2)</sup> des ersten Hinterleibsringes entspringen. Diese Kiemen (gills) oder Respirationsorgane liegen gerade hinter der Basis der Hinterbeine, aber etwas mehr dorsalwärts. (Ich mache schon hier darauf aufmerksam, dass u. A. in AYERS' Fig. 2 Taf. XIX — wiedergegeben in unserer Fig. 27 Taf. XXVI — das fragliche Organ  $h_1$  keineswegs weiter gegen den Rücken zu liegt als die Insertion des Beines  $b_3$ , welches letztere sogar proximalwärts das Organ überragt.)

Diese Organe sind breit oval oder nierenförmig und vereinigen



sich mit dem Körper durch einen kurzen, vom Mittelpunkt entspringenden Stiel. Ihre Struktur ist zellig und sind sie je nach der Entwicklungsstufe entweder solid (?) oder hohl. Die Zellen dieser Hautfalten verlieren frühzeitig ihren ektodermatischen Charakter und werden etwas größer als die der umgebenden Körperwand. Im frischen Zustand erscheinen sie kernlos und schwach körnig, durch gewisse Reagentien wird aber der Kern deutlich sichtbar. Betrachtet man das Organ bei durchfallendem Licht, so sieht man (vgl. unsere Kopie Fig. 26) eine helle centrale Zone, welche auf das Vorkommen innerer Höhlungen hindeutet. Diese Hohlräume des Organs (unsere Kopie Fig. 28 *la*) stehen in Zusammenhang mit der allgemeinen Leibeshöhle (*lh*) und dienen wahrscheinlich als Kanäle, in denen die Blutflüssigkeit cirkulirt. Die Organe sind variabel in Form und Größe. Das Maximum der Entwicklung erreichen sie kurz nach der Umrollung des Embryo und werden dann allmählich kleiner, um vor der völligen Schließung der dorsalen Körperwand ganz (?) zu verschwinden.

An einem Schnitt (vgl. die Kopie Fig. 28) findet man im Inneren deutlich (?) sowohl Kanäle als lacunäre Räume, welche vom Centrum (vgl. Fig. 26) radienartig ausstrahlen. Die Kanäle sind an Durchschnitten i. A. ringförmig oder verlaufen unregelmäßig durch die Zellmasse, während die als Zwischenräume zwischen den Zellen zu betrachtenden Lacunen stets ganz regellos sind. Die Zellen erscheinen auf dem Schnitt (AYERS' Zeichnungen Fig. 13 und 14 sind aber in dieser Hinsicht sehr unklar) gegen die halsartige Einschnürung des Organs zu verjüngt und liegt ihr Kern ganz peripherisch an der Wand des Sackes. AYERS vergleicht schließlich diese von ihm lediglich als sekundäre Ektodermausstülpungen aufgefassten Organe mit den von RATIKKE bei *Grylotalpa* entdeckten pilzhutartigen Körpern und schreibt ihnen ja auch die ihnen zuerst von RATIKKE beigelegte respiratorische Bedeutung zu.

Weitere Mittheilungen verdanken wir dann PATTEN<sup>1</sup>. Diese betreffen zunächst eine Phryganide (*Neophalax concinnus*). »Sobald die Thorakalbeine — heißt es pag. 30 — ungefähr halb ausgewachsen sind, sieht man auf jedem der drei ersten Abdominal-segmente ein Paar rudimentäre Anhänge, über deren Bau

---

<sup>1</sup> W. PATTEN, The development of Phryganides with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. (Quarterly Journal of microsc. Science. London 1884.)

und weiteres Verhalten aber im Text nichts zu finden ist. Auf der einschlägigen Abbildung (Taf. XXXVI A Fig. 11) ist wohl am ersten Abdominalring ein kleiner flacher Höcker ( $p_1$ ) gezeichnet, der etwa  $\frac{1}{6}$  der Länge des Hinterbeines misst; dagegen sind die erwähnten Vorsprünge ( $p_5$ ,  $p_6$ ) am zweiten und dritten Abdominalsegment so schwach markirt, dass die Frage, ob man es hier wirklich mit Rudimenten von Anhängen zu thun hat, nicht ganz ungerechtfertigt ist.

PATTEN macht ferner noch vorläufige Angaben über die fraglichen Organe bei *Blatta germanica* und sind diese Daten weit- aus die genauesten und zutreffendsten, die wir in dieser Sache überhaupt besitzen. Die Stelle (pag. 48) lautet:

»Anfänglich entwickeln sich eine Anzahl von Abdominalanhängen, welche jedoch sehr rasch wieder verschwinden, mit Ausnahme jener des ersten Paares, welche sich in birnförmige Gebilde (pear-shaped structures) umwandeln. Diese sind am Abdomen mittels eines Stielchens (stem) angeheftet, das in die Länge wächst und sich zuletzt in einen sehr feinen Gang umbildet, der in eine kleine Höhlung im erweiterten Endtheil des Anhanges führt. Letzterer verdankt seine Größe den außerordentlich stark in die Höhe wachsenden Ektodermzellen der Wandung. Das Mesoderm hingegen betheiligt sich gar nicht (?) am Aufbau dieses eigenartigen Organs, das in den späteren Entwicklungsstadien ganz verschwindet. Unzweifelhaft ist es eine spezifische Entwicklungsform der Anhänge des ersten Abdominalringes, dessen Funktion jedoch im höchsten Grad problematisch ist. RATHKE beobachtete ein ähnliches Organ bei *Gryllotalpa*, das er als rudimentäre Kieme auf- fasste; die bedeutende Dicke der Wand dieses Gebildes lässt aber diese Deutung nicht zulässig erscheinen. Die eigenthümliche Struktur und Entwicklung der Ektodermzellen machen es annehmbarer, dass das Gebilde irgend eine Sinnesfunktion (?) habe, während gleichzeitig der längliche Gang, der in eine Höhlung führt, in welche die großen Zellen ein Sekret ergießen könnten, auf die Meinung leitet, dass es möglicherweise drüsiger Natur ist.

Die mehrfach zur Parallele herangezogenen *Gryllotalpastummeln* werden auch von KOROTNEFF<sup>1</sup> besprochen, der von RATHKE's einschlägiger Arbeit nichts gewusst zu haben scheint.

»Ich habe hier« — heißt es pag. 579 — »zu erwähnen, dass

<sup>1</sup> KOROTNEFF, Die Embryologie von *Gryllotalpa*. (Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1885.

an dem Embryo, der in Fig. 4 abgebildet ist, an dem ersten Abdominalsegment eine Erhabenheit von der Form eines Knopfes (*B*) vorkommt, der nicht in einer Reihe mit den Gliedmaßen, sondern außerhalb placirt ist. Ähnliche Anhänge hat AYERS bei *Oecanthus niveus* gesehen. Auf dem Querschnitt (keiner abgebildet!) zeigen sie eine pilzartige Form und bestehen aus saftigen Zellen. Später, wenn sich der Rücken des Embryo schon gebildet hat, gehen diese Anhänge zu Grunde. Sie fallen spurlos ab. Ohne diesen provisorischen Organen irgend eine Bedeutung zuzumessen, erwähne ich nur, dass man sie kaum als abdominale Gliedmaßen auffassen kann, weil sie mit diesen erstens nicht in einer Reihe auftreten und zweitens, weil die Abdominalgliedmaßen gewöhnlich (?) in größerer Zahl vorkommen.« In einer Anmerkung spricht KOROTNEFF noch die Möglichkeit aus, dass sie den lappenartigen Anhängen von *Asellus* homolog sind; »sie erscheinen aber etwas stärker entwickelt und sind mehr auf die Seitenfläche des Embryo geschoben«. Hierzu sei vorläufig nur bemerkt, dass die Ansatzstelle der fraglichen Stummeln auf KOROTNEFF's Fig. 4 kaum nennenswerth weiter von der ventralen Mittellinie abliegt als jene der Thorakalbeine, und dass dieselben auf Fig. 5, 6, 7 und 8 den Brustgliedmaßen hinsichtlich ihrer Lagerung durchaus homolog erscheinen.

Die jüngste mir bekannt gewordene Angabe stammt von K. HEIDER<sup>1</sup>, der am Schlusse seiner Arbeit über den Schwimmkäfer (pag. 42) den erst in der Folge von ihm zu beweisenden Satz aufstellt, dass man nicht bloß am ersten Abdominalsegment, sondern auch an sämtlichen übrigen zu einer gewissen Entwicklungsperiode (KOWALEVSKY's Fig. 12 — also zu einer Zeit, wo die Kiefer und Beine schon stark differenzirt sind —) Anlagen von Extremitäten-Rudimenten erkennen kann.

## Ergebnisse der eigenen Untersuchungen.

### *Melolontha vulgaris.*

(Taf. XXVI Fig. 15—24.)

Ich beginne mit den beim Maikäfer erhaltenen Resultaten, weil ich diese Form speciell in Bezug auf den inneren Bau der Abdominalanhänge am genauesten zu erforschen in der Lage war. Das

<sup>1</sup> K. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus* L. (Abhandl. der K. preuß. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1886.)



jüngste uns hier näher interessierende Stadium zeigt Fig. 15\*. Es entspricht ungefähr dem von KOWALEVSKY in Fig. 7 dargestellten Hydrophilus-Stadium. Der Keimstreif besteht aus einem am vorderen Pol der längeren Eiachse gelegenen, stark in die Breite gezogenen Vorderkopfabschnitt (*kg*) und aus einem langen, die halbe Eiperipherie umspannenden bandförmigen Theil, dem primären Rumpf (*r*). Im Gegensatz zu dem von AYERS für *Oecanthus* geschilderten und dem von mir neuerlich bei *Stenobothrus* entdeckten Verhalten erscheint hier der primäre noch gliedmaßenlose Rumpf nicht heteronom, sondern vollkommen homonom gegliedert. Man sieht ferner, dass die Fühleranlagen (*f*) nicht — wie dies KOWALEVSKY in Fig. 8 für *Hydrophilus* andeutet — vor, sondern entschieden hinter der Mundöffnung als Ausstülpungen der Vorderkopflappen entstehen. BALFOUR's<sup>1</sup> Ansicht, dass die Fühler eher den paarigen Fortsätzen des präoralen Lappens der Chaetopoden als den übrigen (hier beträchtlich später auftretenden) Anhängen zu vergleichen wären, scheint mir daher nicht zulässig. Ich wende mich nun zu dem in Fig. 15 mit der Cam. luc. entworfenen Keimstreif, der einem 12 bis 13 Tage alten Ei angehört. Er bildet ein mäßig breites Band, das sich, was für die Folge zu beachten, von vorn nach hinten successiv verschmälert. *m* ist der Mund, *kl* sind die aus dem Vorderkopflappen entstandenen, am äußeren Rande gefalteten Anlagen der oberen Schlundganglien. Mit diesen verbunden sind die Anlagen der Bauchganglienkeite, nämlich die beiden »Seitenstränge« (vgl. Fig. 16 *s*), die längs der Medianlinie den Keimstreif durchziehen und zwar in der Weise, dass sie, wie Fig. 16 zeigt, alternirend sich nähern und weiter aus einander weichen<sup>2</sup>. In diesem Stadium sind bereits alle Segmentanhänge, die — wie besonders zu betonen — nahezu gleichzeitig entstehen, zur Differenzirung gelangt. Was nun die Anhänge des späteren Hinterleibsabschnittes betrifft, so sieht man an entsprechend präparirten Keimstreifen zunächst auf den ersten Blick, dass solche auf dem ersten Segment (*h<sub>1</sub>a*) vorkommen und dass sie den Brustanhängen vollkommen homolog sind. Dies ergibt sich insbesondere (vgl. Fig. 16) aus dem Verhalten zu den fast gleichzeitig mit den Gliedmaßen auftretenden Stigmenanlagen (*st<sub>1</sub>—st<sub>10</sub>*). Letztere

<sup>1</sup> l. c. pag. 387.

<sup>2</sup> Später verschmelzen die Seitenstränge mit ihren segmentalen Abschnitten und bilden (unter Mitbetheiligung eines durch Einstülpung entstandenen Mittelstranges) die Ganglien.

finden sich, vom zweiten Brustsegment an, an jedem Metamer, ausgenommen die zwei letzten — es sind also im Ganzen zehn Paare. Sie liegen auf diesem Stadium nahe am Rande des Keimstreifs und bestehen aus einem rundlichen, stark erhabenen Ektodermwulst- oder Höcker, in welchem eine längliche Einstülpung entsteht. In Fig. 16 sieht man, dass die Stigmen am letzten Brustsegment ( $st_2$ ) an der Basis der Beine liegen und ungefähr in die Verlängerung derselben fallen. Dasselbe Verhalten zu den Stigmen zeigen nun auch die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes. Wie am Brustabschnitt bildet jeder dieser Anhänge mit dem zugehörigen Stigma eine schief von außen und oben nach innen und hinten gerichtete, balkenartige Verdickung, die, was sich später zeigen wird, nach innen zu durch einen Querriegel mit dem Seitenstrang verbunden ist. Die in Rede stehenden Anhänge sind aber beträchtlich länger als die Brustbeine, indem sie, in diesem Stadium, ca. nur  $\frac{1}{3}$  der Länge der genannten Gliedmaßen erreichen. Diese Größenreduktion der Abdominalanhänge gegenüber den Brustbeinen zeigt sich insbesondere darin am deutlichsten, dass, während letztere mit ihren freien Enden in der Mittellinie über den Seitensträngen sich berühren, erstere weit von einander — um mehr als die Breite des Seitenstrangpaares — getrennt sind.

Ein Punkt muss noch aufgeklärt werden, der gegen die Homologisierung der abdominalen mit den thorakalen Anhängen vorgebracht werden könnte. Er betrifft die Ansatzstelle der ersteren, die (vgl. Fig. 16 *hi*) der Medianlinie näher liegt als dies bei den letzteren der Fall ist. Diese Differenz ist aber offenbar kein Homologisierungshindernis, da sie sich einerseits aus dem rudimentären Charakter dieser Anhänge und andererseits daraus ergibt, dass in Folge der schon oben erwähnten, in der Richtung von vorn nach hinten stattfindenden Breitenabnahme des Keimstreifs nicht bloß die in Rede stehenden Anhänge, sondern auch die unter einander sicherlich homologen Stigmenhöcker entsprechend weiter gegen die Mittellinie rücken müssen, und gilt dies wohl auch für das von PATTEN für die Abdominalstummel der Phryganiden-Embryonen angegebene Verhalten. — Schließlich sei betreffs der Anhänge am ersten Abdominalsegment noch erwähnt, dass sie — auf diesem Stadium, also in ihrer ersten Anlage — mit den typischen Beinen auch hinsichtlich ihres histologischen Charakters übereinstimmen. Sie bestehen, gleich den letzteren, aus einer taschenartigen Ektodermausstülpung, in der ein hohler Zapfen aus Mesodermzellen steckt, und haben

sowohl die Ekto- als die Mesodermzellen in beiderlei Anhängen genau dieselbe Größe und Beschaffenheit.

Der Maikäfer-Embryo besitzt aber in dem in Rede stehenden (12 bis 14 Tage alten) Stadium deutliche Spuren ventraler Gliedmaßen nicht bloß am ersten Abdominalsegment, sondern auch an den folgenden sieben, also an allen Segmenten, welche Stigmata besitzen, und ist somit in der That ein polypodes Wesen. Einen Überblick über diese letzteren Gliedmaßenanlagen giebt Fig. 15 ( $h_2a$  bis  $h_8a$ ), während Fig. 16 zwei Paare derselben ( $h_2a$ ,  $h_3a$ ) bei stärkerer Vergrößerung (aufgenommen mit der Cam. luc.) zeigt. Sie sind viel unansehnlicher als die Anhänge am ersten Segment und überhaupt nur dann sicher zu unterscheiden, wenn der Keimstreif vom anliegenden Dotter, sowie von den Embryonalhüllen vollkommen befreit und derart tingirt ist, dass sich die verdickten Stellen desselben von den dünneren Partien scharf abheben. In diesem Fall sieht man einen vom Stigmawulst ( $st_1$ ) zum Seitenstrang schief herabsteigenden Balken, auf dem sich, genau entsprechend dem freien Anhang des ersten Segmentes, die Gliedmaßenanlage in Gestalt einer hügelartigen Protuberanz ( $h_2a$ ) erhebt.

Auf Grund dieses Befundes erhalten die Angaben anderer Forscher über das Vorkommen von Extremitäten-Rudimenten an mehreren bzw. an allen Hinterleibssegmenten bei verschiedenen Insekten, so insbesondere bei Orthopteren und Neuropteren, eine gewisse Berechtigung; gleichwohl dürfen, wie sich zeigen wird, keineswegs alle Insekten-Embryonen als polypod betrachtet werden.

Besichtigen wir nun das einem 17 Tage alten Ei angehörige Keimstreifstadium in Fig. 17. Der Keimstreif ist merklich in die Breite gewachsen und im Ganzen länglich elliptisch. Besonders charakterisirt er sich durch ein Paar seitliche, leicht isolirbare Längsbänder  $md$ ,  $md'$  auf der Dorsalseite, welche die Anlagen des Mitteldarmes (Muskel- sammt Drüsenblatt) bilden<sup>1</sup>. Was nun die abdominalen Gliedmaßen betrifft, so verhält es sich damit kurz so, dass die des ersten Segmentes ( $h_1a$ ), welche schon bei der ursprünglichen

<sup>1</sup> Diese lateralen Mesenteronanlagen entstehen hier nicht, wie dies KOWALEVSKY u. A. für *Musca* angiebt, vom Stomo- und Proctodaeum aus, sondern es sind selbständige laterale Bildungen. Auch HEIDER (l. c.) hat die Bildung des Drüsenblattes nicht richtig dargestellt; es entsteht durch Spaltung einer gemeinsamen Mesenteronanlage und speciell bei *Stenobothrus* aus segmentweise sich wiederholenden Lappen.



Anlage am größten waren, verhältnismäßig weit stärker gewachsen sind als die typischen Beine ( $b_1$ — $b_3$ ), währenddem die schon von vorn herein sehr unansehnlichen Anlagen der übrigen Segmentanhänge gänzlich verschwunden sind.

Dass aber die rudimentär angelegten Anhänge des ersten Segmentes während dieser Periode thatsächlich ein stärkeres Wachsthum als die typischen Beine besitzen, zeigt sich schon darin, dass sie ursprünglich ca. nur  $\frac{1}{3}$  der Länge der letzteren hatten, während sie in dem gegenwärtigen Stadium schon mehr wie halb so lang als diese sind.

Die vordersten Abdominalanhänge wachsen aber nicht bloß sehr rasch in die Länge, sondern, wie die nächstfolgenden Stadien Fig. 18 und 19 lehren, auch in die Breite bzw. im Umfang. Fig. 18 ist ein 17 Tage alter Keimstreif, an dem bereits die Anfänge der Rückenplatten ( $r$ ) vorhanden und die beiden Seitenstücke des Hinterkieferpaares zur unpaaren Unterlippe ( $k_3$ ) verschmolzen sind.  $h_1a$  rechts zeigt den vordersten Hinterleibsanhang,  $h_1a$  links die Ansatzstelle desselben bzw. ein von einem Rahmen umgebenes Loch in der Leibeswand. Während der in Rede stehende Anhang, wie wir hörten, bei anderen Insekten im Stadium der größten Entwicklung höchstens halb so lang als ein typisches Bein ist, also stets einen rudimentären Charakter zeigt, ist er hier beträchtlich länger als eine Brustgliedmaße und fast dreimal so breit. Da seine Längsachse schief ist, bedeckt er mit dem freien Ende einen Theil der (in der ventralen Medianzone nur von einer sehr dünnen Leibeshaut bedeckten) Ganglienkette. Hebt man den Anhang unter dem Präparirmikroskop mit der Nadel auf, so überzeugt man sich, dass er einen (namentlich gegen die Leibeswand zu) etwas abgeflachten Sack bildet, der, nahe dem vorderen Ende, mittels eines kurzen, dünnen und hohlen Stieles am Körper befestigt wird. Das Betupfen des Anhanges mit einer stumpfen Nadel lehrt ferner, dass er im Vergleich zu den Brustbeinen sehr weich ist, was auf einen geräumigen Hohlraum hindeutet. Besonders ist aber noch als charakteristisch hervorzuheben, dass diese Abdominalanhänge (und dasselbe gilt auch von den möglicherweise homologen Oral- und Genitalgebilden am hinteren Körperende), obwohl sie die typischen Beine an Größe weitaus übertreffen, stets vollkommen ungegliedert sind. — Da man vielleicht in den in Fig. 18 mit  $d$  bezeichneten Vorsprüngen der Bauchplatten Überreste der früh obliterirenden Anlagen der hinteren Anhänge vermuthen könnte, mache ich eigens darauf aufmerksam, dass sie mit letzteren nichts gemein

haben und zwar u. A. deshalb, weil diese Vorsprünge unmittelbar den Stigmen anliegen, während die fraglichen Anhänge der Medianlinie viel näher liegen.

Den Höhepunkt der Entwicklung der abdominalen Vorderanhänge sehen wir an dem 22 Tage alten Embryo in Fig. 19. Während die betreffenden Appendices bei anderen in dieser Hinsicht bekannten Insekten höchstens  $\frac{1}{3}$  der Länge der Beine erreichen, sind sie hier ( $h_1a$ ) zuweilen (die Größenverhältnisse scheinen zu variiren) mehr als doppelt so lang als letztere und bedecken mit ihren breiten Flächen nahezu die ganze Ventralseite des Abdomens. Mitunter hat es auch den Anschein, als ob sie über der Medianlinie über einander lägen oder sich kreuzten; dies ist indess nicht der Fall, wohl aber wird mitunter die medianwärts befindliche Wand des einen Anhangs durch den korrespondirenden Theil des anderen etwas eingedrückt. Im Ganzen erinnern diese Anhänge an die Kiemendeckplatten mancher Isopoden, und die Ähnlichkeit würde noch frappanter sein, wenn, was nicht nur denkbar, sondern bei manchen Insekten wirklich der Fall sein kann, außer dem ersten Abdominalsegment auch noch andere Metameren taschen- oder blattartige Anhänge trügen.

Über die weiteren Lagerungs- und Bauverhältnisse der Abdominalanhänge dieses Stadiums geben die Querschnitte Fig. 22, 23 und 24 Aufschluss. Der Durchschnitt Fig. 22 wurde absichtlich etwas schief, und zwar in der Richtung  $xx'$  in Fig. 19 gelegt. Er trifft den vorderen Theil des linken Abdominalanhangs (Fig. 22  $h_1a$ ) sammt dessen Anheftungsstelle  $b$ , geht ferner durch den Endtheil des linken Hinterbeines (Fig. 22  $b_3$ ) und endlich fast durch die ganze Länge des rechten Hinterbeines (Fig. 22  $b'_3$ ). Außerdem trifft er u. A. noch das linke Stigma ( $st$ ), während das rechtsseitige ( $st'$ ) in die Figur nach einem anderen Serienschnitt eingetragen ist. Die schon stark entwickelten dorsalen Theile des Embryo (sammt dem in diesem Stadium schon der Auflösung entgegengehenden Rückenrohr) sind in der Zeichnung weggelassen. Von inneren zur Orientirung wichtigen Organen sieht man am Durchschnitte die die Medianlinie markirende Ganglienkette  $g$  und hart darüber, den kernreichen Dotter ( $dk$ ) umschließend, die aus einer Muskel- und Drüsenzellschicht bestehende, also zweischichtige Wand des Mitteldarmes ( $md$ ). Zwischen letzterer und der Körperwand, also in der Leibeshöhle, sieht man außer schon ziemlich entwickelten Muskelsträngen ( $m_1, m_3$ ) und zahlreichen, schon mit einer Cuticula ausge-



kleideten Tracheenzweigen (*tr*), insbesondere auch zahlreiche, theils freie, theils zu lockeren Bindegeweben vereinigte helle klein- und z. Th. mehrkernige Zellen, die wohl größtentheils mesodermatisch sind.

Eines sei noch vorausgeschickt. In diesem Stadium und in den folgenden, bis zum Auskriechen des Engerlings, sieht man auf der Ventralseite des präparirten Embryo, namentlich aber in der Umgebung der Beine ein Gerinnsel, das durch Karmin viel weniger gefärbt wird als die Leibeswand, und das letzterer ziemlich fest anklebt. Am Querschnitt erscheinen daher die ventralen Anhänge in diesem Gerinnsel (*c*) eingebettet. Man könnte letzteres einfach für ein Ausscheidungsprodukt des Embryo halten, es entspricht aber in Wirklichkeit einer zwischen der Dotterhaut und der (inzwischen sammt dem Amnion auf den Rücken umgeschlagenen) Serosa befindlichen und von letzterer stammenden Sekretschicht.

Übergehend auf die uns interessirenden Ventralanhänge, so bestätigt der Schnitt Fig. 22 vor Allem, dass, wie schon früher betont wurde, die Insertionsstelle (*b*) der Abdominalanhänge (*h<sub>1</sub>a*) der Medianlinie (*g*) beträchtlich näher liegt als jene der Hinterbeine (*b'<sub>3</sub>*). Eben so ergibt sich zur Evidenz, dass die ventralwärts von den Stigmen (*st*, *st'*) liegenden Höcker (*d*, *d'* [vgl. Fig. 18 *d*]), die man vielleicht an den folgenden Segmenten als rudimentär gebliebene Anlagen von Hinterleibsanhängen deuten könnte, mit solchen ihrer Lage wegen absolut unvergleichbar sind. Was nun das histologische Verhalten betrifft, so erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung, dass dasselbe in diesem Stadium an den Abdominalanhängen in vieler (aber nicht in jeder) Beziehung ein ganz anderes ist wie an den Beinen. Es gilt dies insbesondere von der Außenschicht oder dem Ektoderm. Während letzteres nämlich an den Beinen (ähnlich wie an der ganzen Leibeswand und an allen übrigen vorderen Anhängen), wie speciell in Fig. 24 zu sehen ist, aus relativ schmalen Zellen mit verhältnismäßig sehr kleinen (0,006 mm) Kernen (*e*) besteht und nur einzeln eingesprengte Großzellen mit großen Kernen (*E*) enthält, sind an den Abdominalanhängen (Fig. 23) fast alle Zellen (*e*), namentlich aber die an der Außenseite des taschenartigen Organes von bedeutender Größe und sind die Kerne derselben u. A. mehr als doppelt so groß als jene des übrigen Ektoderms, indem sie ca. 0,014 mm messen. Da die Ektodermkerne zur Zeit der ersten Anlage der Gliedmaßen 0,008 mm groß sind, so ergibt sich, dass im Laufe der weiteren Entwicklung die Kerne des gewöhnlichen Ektoderms



sich etwas verkleinern, während jene im Ektoderm der Abdominalanhänge eine beträchtliche Vergrößerung erfahren. Diese Größenzunahme betrifft aber, wie Fig. 22 zeigt, vorwiegend nur die Außenwand des Anhanges. Denn ein Theil des inneren Blattes, sowie der durch Einschnürung entstandene kurze Halstheil oder Stiel des Organs hat typische (kleine) Ektodermelemente.

Was dann das Innere der in Rede stehenden großzelligen Ektodermsäcke betrifft, so hat man es hier keineswegs, wie PATTEN angiebt, mit einem einfachen, eventuell zur Aufnahme von Drüsensekreten dienenden Hohlraum zu thun, denn man findet in diesen Taschen zahlreiche Zellen (*ms*) von gleicher Beschaffenheit wie jene, die in der Leibeshöhle und auch in allen Anhängen (vgl. Fig 24 *ms*) vorkommen. Fraglich blieb es mir aber, ob diese von einer Mesodermaussackung herstammenden Elemente ganz frei und eventuell als Blutzellen aufzufassen sind, oder ob sie sich z. Th. wenigstens zu einem lockeren Gewebe vereinigen.

Im Vergleich zu den eigentlichen Beinen verdient aber besonders hervorgehoben zu werden, dass im Inneren der Abdominalanhänge weder Muskeln noch Nerven, noch auch Tracheen zur Entwicklung kommen. Drüsen oder eventuell Sinnesorgane können es also jedenfalls nicht sein. Eher könnte noch ihre Deutung als Kiemen gelten, denn PATTEN's Einwand, dass ihre Wand hierzu zu dick sein dürfte, scheint mir nicht ganz stichhaltig, da, wie bekannt, auch echte Kiemen mitunter ziemlich hohe Epithelien besitzen. Was schließlich die von unserem Befund ganz abweichende Schilderung betrifft, die AYERS von den (vielmal kleineren) Abdominalanhängen bei *Oecanthus* giebt, so ist hier wohl eine genaue Nachuntersuchung wünschenswerth, dies um so mehr, da ich in der jüngsten Zeit bei einem *Acridier* (*Stenobothrus*) fast genau dieselben histologischen Verhältnisse wie beim Maikäfer fand.

Ich komme nun zur Rückbildung der Abdominalanhänge. Diese beginnt, so viel ich bisher in Erfahrung brachte, etwa acht Tage nachdem sie ihr Maximum erreicht haben. Am 30 Tage alten Embryo in Fig. 20, dessen Rücken schon geschlossen und bei dem Kopf- und Analtheil schon stark gegen einander gekrümmt sind, ist das Organ (*h<sub>1</sub>a*) nicht nur im Verhältnis zu den Beinen, sondern absolut kleiner geworden. Noch auffallender ist aber die Reduktion der Abdominalanhänge am (in Folge des starken Längenwachstums bereits ganz eingerollten) 34 Tage alten Embryo in Fig. 21, der seine völlige Reife erlangt hat. Hier sind die betreffenden Anhänge

( $h_1a$ ) nur mehr winzige, kaum die Länge eines Segmentes erreichende (und im oben erwähnten Gerinnsel halb versteckte) Schüppchen, die sich bei der geringsten Berührung vom Körper trennen. Wahrscheinlich werden sie beim Auskriechen aus der Schale (vielleicht in Folge der Reibung an derselben) abgestreift. Am ausgeschlüpften Engerling findet man nur noch die verlöthete Narbe ihres Stielchens.

### **Hydrophilus piceus L.**

(Taf. XXV Fig. 1—4.)

Ich beginne mit dem vollkommen isolirten Keimstreif in Fig. 1. Derselbe ist mit der Cam. luc. entworfen und erscheint in der Mitte etwas breiter als es der Wirklichkeit entspricht, da seine Seitenhälften in Folge der erlittenen Quetschung etwas aus einander gezerrt sind. Er entspricht im Wesentlichen jenem Stadium in der Darstellung KOWALEVSKY's, das in Fig. 6 kopirt ist. Er ist schon vollkommen segmentirt und sind auch bereits die ersten Anlagen der Gliedmaßen sichtbar.

In der Medianzone sieht man sehr schön die beiden noch ganz ungegliederten Seitenstränge ( $s$ ), welche im Kopflappen mit mehreren, als Anlagen des Gehirns aufzufassenden gefalteten Körpern ( $kl$ ) in Verbindung stehen und dann, in der Mitte zwischen beiden, den durch Invagination entstandenen Medianstrang ( $mi$ ). Unser Präparat zeigt aber vor Allem auf das Unzweideutigste, dass die Gliedmaßen hier, wie dies auch von KOWALEVSKY betont wird, aus dem hinteren Rande der Segmente hervorgehen und bezeichne ich diese Anlage in der Folge als endständige. Besonders klar ist diese Bildungsweise links bei  $x$  zu erkennen. Das Ektoderm bildet hier eine vom Außenrand des Keimstreifs gegen die Medianlinie einspringende taschenartige Falte, die aus einem vorderen Blatt ( $v$ ) und einem (damit medianwärts zusammenhängenden) hinteren Blatt ( $h$ ) besteht.

In der Mitte des vorderen Faltenblattes bzw. am hinteren Rande der vor der Falte liegenden rechtsseitigen Segmenthälfte bemerkt man ferner einen durch Wucherung der Ektodermzellen gebildeten, ventralwärts frei vorspringenden warzenartigen hohlen Auswuchs, der eben die Anlage des dritten Kieferpaares ( $k_3$ ) vorstellt.

Eine wesentliche Differenz im Vergleich zur Darstellung KOWALEVSKY's finde ich u. A. bezüglich der Deutung der Fühleranlagen resp. was damit zusammenhängt hinsichtlich der Zahl der Segment-

anhänge. Während nämlich KOWALEVSKY die in unserer Fig. 6 mit *f* bezeichneten nahe dem Vorderrand des Kopfsegmentes entspringenden Anhänge als Fühler ansieht, zeigen meine Präparate ganz deutlich, dass letztere (Fig. 1*f*) vom Hinterrand ausgehen. Was eigentlich die von KOWALEVSKY als Fühler gedeuteten Gebilde sind, kann ich nicht bestimmt sagen, möglich ist es, dass hier — KOWALEVSKY scheint den Keimstreif nicht im isolirten Zustand untersucht zu haben — eine Verwechslung mit den zwei gliedmaßenähnlichen Anlagen der Oberlippe (Fig. 2 *ol*) vorliegt. Bezüglich der letzteren will ich noch beifügen, dass die Anschauung, welche u. A. BALFOUR<sup>1</sup> ausspricht, dass nämlich die paarige Oberlippenanlage möglicherweise dem vorderen Antennenpaar der Krebse homolog sei, durch das von mir festgestellte Verhalten bei *Hydrophilus* (und auch bei einigen anderen Insekten) eine gewisse Berechtigung erhält. Mit Rücksicht auf das Mitgetheilte scheint es mir nun — wie ich schon früher andeutete — wahrscheinlich, dass die in Fig. 6 von KOWALEVSKY als Anlagen der Vorderkiefer bezeichneten Segmentfalten in Wirklichkeit die Fühler sind. In diesem Fall würden dann die von KOWALEVSKY als Anhänge des zweiten Hinterleibssegmentes gedeuteten Falten (Fig. 6 *h*<sub>2</sub>) entfallen bzw. dem ersten Segment angehören. Diese Deutung dürfte aber auch deshalb die richtige sein, weil ich an meinem Präparat (Fig. 1) einzig und allein nur am ersten Hinterleibssegment unzweideutige Gliedmaßenanlagen (*h*<sub>1</sub>*a*) finde. Diese sind schon bei ihrem ersten Erscheinen beträchtlich kleiner als die Anlagen der Brustbeine und haben also, gleich den homologen *Melolontha*-Anhängen, entschieden einen rudimentären Charakter<sup>2</sup>.

Wir wenden uns jetzt zum Keimstreif in Fig. 2, an dem alle Gliedmaßen bereits deutlich hervortreten. Man sieht auf der Stelle, dass die Anhänge des ersten Hinterleibssegmentes (*h*<sub>1</sub>*a*) im Vergleich zu den Thorakalbeinen sehr klein sind, und ferner, dass solche Appendices an den folgenden Metameren ganz fehlen. Näheres Detail lässt Fig. 3 erkennen. Man beachte zunächst die beiden kontinuierlichen Seitenstränge *s*, die in der Mitte eines jeden Segmentes,

<sup>1</sup> l. c. pag. 387.

<sup>2</sup> Ich schließe noch aus einem andern Grunde, dass KOWALEVSKY manche Verhältnisse nicht ganz deutlich erkannte. Während er nämlich betreffs der Stigmata angibt, dass sie zuerst am Hinterleib und dann an der Brust entstehen, finde ich ursprünglich nur ein Stigmenpaar und zwar in der Mitte des zweiten Brustsegmentes (Fig. 1 *st*<sub>1</sub>).



ähnlich wie bei *Melolontha*, nach innen zu eine Verdickung haben, wodurch der Mittelstrang  $m$  segmentweise eingeschnürt wird. Weiter bemerkt man, dass die Beine ( $b_3$ ) — und Gleiches gilt von den Kiefern — durch einen kurzen Querbalken ( $d_1$ ) mit den Seitensträngen verbunden sind, ein Verhalten, das auch bei *Melolontha* erwähnt wurde. Eine ähnliche Verbindung ( $d_2$ ) hat auch der erste Abdominalanhang. Unmittelbar neben dem letzteren — zwischen diesem und dem Stigmawulst ( $st_3$ ) — entdeckt man eine zweite Protuberanz  $a$ , die aber nur ganz schwach entwickelt ist und nicht frei hervortritt. Ich erwähne sie mit Rücksicht auf das Verhalten am zweiten Abdominalring. Hier sieht man zunächst deutlich wieder einen vom Stigmawulst zum Seitenstrang gehenden Querbalken ( $d_3$ ). Dagegen ist von einem frei vorspringenden, mit dem Anhang des ersten Segmentes vergleichbaren Fortsatz keine Spur sichtbar. Wohl aber bemerkt man an der medianwärts gerichteten Seite des Stigmawulstes eine ähnliche Protuberanz wie am ersten Segment. Wollte man nun etwa — wofür allerdings gar keine rechte Veranlassung vorliegt — die erwähnte Protuberanz am ersten Segment als einen Nebenbestandtheil des Anhanges auffassen, so würde letzterer zu einem zweilappigen Gebilde und müsste man bezüglich des zweiten Segmentes (und der folgenden Metameren) sagen, dass hier von den zwei Lappen des Anhanges am ersten Segment nur der schwächer entwickelte äußere Lappen sich erhalten, der zweite oder innere aber sich vollkommen rückgebildet hat.

Ein weiteres Stadium, das ich näher untersuchte, zeigt Fig. 4. Es steht jenem nahe, von dem HEIDER behauptet, dass es an sämtlichen Hinterleibssegmenten Spuren von Anhängen besitze. Da das vorliegende Präparat mit der gleichen Vergrößerung wie das in Fig. 3 gezeichnet ist, so sieht man zunächst, dass die Anhänge des ersten Hinterleibssegmentes ( $h_1a$ ) im Vergleich zu den in rascher Vergrößerung begriffenen Beinen ( $b_3$ ) kaum merklich gewachsen sind, oder dass sie mit anderen Worten im Gegensatz zu den eine mächtige Entfaltung erlangenden homologen Organen von *Melolontha* in ihrem rudimentären Zustand beharren.

Was dann die fraglichen Anhänge an den übrigen Abdominalsegmenten betrifft, so finde ich in diesem Stadium nicht nur keine Spur von den Appendices des ersten Segmentes irgend wie vergleichbaren Anschwellungen, sondern ich vermisste hier auch (vgl.  $h_2$ )

jenen Höcker am inneren Rand des Stigmawulstes, den ich oben als äußere Nebenlappen der Anhänge am ersten Segment bezeichnete. Etwas Neues finde allerdings auch ich hier, nämlich die mit  $tr_2$ ,  $tr_3$ ,  $tr_4$  markirten Gebilde hart unterhalb des Stigmawulstes; diese sind aber, wie insbesondere Serienschnitte zeigen, nichts Anderes als vom Stigma aus eingestülpte, also unter dem Niveau der Haut liegende Säcke, die im optischen Durchschnitte, wie dies auf der Zeichnung angedeutet ist, als Ringe erscheinen, und die die Anlagen der beiden umfangreichen Tracheenlängsstämme sind.

Gegen die Richtigkeit der Behauptung HEIDER's, dass in einem späteren Stadium sämtliche Abdominalsegmente den Beinen homologe Anhänge besitzen, scheint mir aber auch das in Fig. 5 angedeutete Verhalten des Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen zu sprechen. Hier bemerkt man schon bei Lupenvergrößerung hinter der Basis des Hinterbeines  $l_3$ , als Überrest des Ventralanhangs am ersten Abdominalring, ein kleines Würzchen ( $l_1a$ ), das noch deutlicher hervortritt, wenn man den ausgeweideten Embryo tingirt und im ausgebreiteten Zustand in Balsam legt. Dagegen vermag ich auch nicht eine Spur irgend einer, dem erwähnten Anhang homologen Anschwellung an den folgenden Bauchplatten zu entdecken. Wohl aber findet man, was bereits KOWALEVSKY in seiner Abbildung einer ausgeschlüpften Hydrophiluslarve (seine Fig. 19) darstellte, am lateralen Theil jedes Hinterleibsringes eine andere Kategorie von Ausstülpungen, nämlich Schüppchen (Fig. 5  $l_1$ ), die nach und nach in griffelartige Hohlgebilde übergehen. Das Vorkommen der letzteren giebt uns zugleich ein sehr instruktives Beispiel, wie vorsichtig man bei der morphologischen Deutung der Hinterleibsanhänge der Insekten sein müsse. Wären nämlich, was ja bei vielen Insekten wirklich der Fall ist, die unzweifelhaft ventralen Anhänge am ersten Abdominalsegment nicht vorhanden, so könnte man leicht versucht sein, die erwähnten Griffel als Abdominalbeine anzusehen. —

### ***Lina tremulae.***

(Taf. XXV Fig. 7.)

Auf Grund des Verhaltens bei *Melolontha* und *Hydrophilus* könnte man leicht zu glauben geneigt sein, dass die Embryonen aller Käfer polypod-seien. Dass dies jedoch nicht der Fall ist, zeigt uns der isolirte *Lina*-Keimstreif in Fig. 7. Obwohl man es hier mit einem Stadium zu thun hat, an dem bei anderen Insekten

die Abdominalanhänge in der Regel am besten hervortreten, so vermisst man dennoch jede Andeutung von solchen.

Es zeigt sich dies besonders links, wo das Hinterbein entfernt wurde, um einen eventuell darunter liegenden Anhang bloßzulegen. Außerdem mache ich noch darauf aufmerksam, dass auch hier, wie bei *Hydrophilus*, die Anlagen der Beine am hinteren Rande der zugehörigen Segmente entspringen, dass sie also, wie ich das Verhalten früher bezeichnete, endständig sind.

### ***Mantis religiosa* L.**

(Taf. XXV Fig. 8.)

Der in Fig. 8 abgebildete Keimstreif verdient vor Allem dadurch unser Interesse, dass er nicht nur am ersten, sondern auch am zweiten Hinterleibssegment ein Paar rudimentärer und den Brustbeinen homologer Anhänge ( $h_1a$ ,  $h_2a$ ) besitzt. Man sieht dieselben besonders links, wo das Hinterbein ( $b_3$ ) exstirpiert wurde, sehr deutlich. Entsprechend der Verschmälerung des Abdomens im Vergleich zur Brust kommen die betreffenden Anhänge etwas weiter gegen die Medianlinie hin zu liegen, was aber offenbar ihrer Homologisierung mit den Beinen nicht hinderlich sein kann. Die Anhänge des ersten Segmentes messen ca.  $\frac{1}{3}$  der Länge der Brustbeine und jene des zweiten Segmentes sind noch beträchtlich kleiner. Ihre Form ist eine mehr längliche als bei den bisher besprochenen Insekten und erinnern sie daher auch mehr an die eigentlichen Beine. Leider fehlte mir das Material, um festzustellen, wie lange sie sich erhalten und welche Umwandlungen sie etwa erleiden.

### ***Gryllotalpa vulgaris* L.**

(Taf. XXV Fig. 10—14.)

Aus den beiden Ansichten eines relativ jungen Keimstreifs in Fig. 10 und 11 ergibt sich zunächst, dass die knopfförmigen Anlagen der Extremitäten des ersten Hinterleibssegmentes rudimentärer Art sind und zweitens, dass sie in diesem Stadium mit den Brustbeinen ganz in einer Linie liegen. Etwas anders ist ihr Verhalten in einem späteren, durch Fig. 12 ( $h_1a$ ) veranschaulichten Stadium. Während sie ursprünglich kaum die Länge eines Segmentes erreichen, dehnen sie sich hier nicht nur über das erste Segment, sondern auch über das zweite aus. Sie haben also zwar kein großes, aber doch ein beträchtliches Wachstum er-



fahren. Was ihre Form betrifft, so erscheinen sie nicht mehr knopf- oder warzenartig, sondern bilden flache taschenartige Säcke (Fig. 14), die, in ähnlicher Weise wie bei *Melolontha* und *Stenobothrus* und nach AYERS' Darstellung bei *Oecanthus*, mit einem ziemlich langen hohlen Stiel (Fig. 14 *st*) am Körper hängen.

Etwas verändert erscheinen ferner die Lagerungsverhältnisse der Abdominalanhänge. Sie fallen nämlich jetzt nicht mehr genau in die Insertionslinie der Brustbeine, sondern stehen, wie dies bekanntlich KOROTNEFF für die jüngeren Stadien angiebt, thatsächlich etwas außerhalb derselben. Diese Positionsverschiebung kommt am deutlichsten im Verhalten zu den Stigmen zum Ausdruck. Während nämlich die Stigmen am zweiten und dritten Brustsegment (*st*<sub>1</sub>, *st*<sub>2</sub>) von den zugehörigen Beinen unbedeckt bleiben, liegen sie am ersten und zweiten Hinterleibssegment unter den Abdominalanhängen. Die Erklärung für diese Lageveränderung dürfte aber einfach darin zu suchen sein, dass die Abdominalanhänge vorwiegend nach außen hin, d. i. gegen die Stigmenlinie wachsen, während andererseits vielleicht auch die Beine mit ihrer Basis etwas nach innen, gegen die Medianlinie, rücken. Letzteres nehme ich aber desshalb an, weil der quere Abstand zwischen den Thorakal- und Abdominalanhängen, wie Fig. 13 zeigt, am reifen Embryo noch größer ist, und die Beine thatsächlich der Medianlinie stark genähert sind.

Im Gegensatz zu KOROTNEFF, der die Abdominalanhänge bald nach dem Schließen des Rückens verschwinden lässt, konnte ich konstatiren, dass sie ganz so wie bei *Melolontha* bis zum Ausschlüpfen des Embryo erhalten bleiben.

Hinsichtlich des feineren Baues giebt mir ein in Fig. 14 abgebildetes, in toto gefärbtes und in Balsam eingeschlossenes Organ einigen Aufschluss.

Die Wand des ziemlich flachen Sackes (*sa*) besteht, ganz so wie bei *Melolontha*, aus relativ sehr großen Zellen (*z*) von ca. 0,018 mm Durchmesser und einem 0,008 mm großen Kern. Anders wie bei *Melolontha* verhält sich hier aber der hohle Befestigungsstiel. Seine Wand besteht nämlich aus faserartig in die Länge gezogenen Zellen, die den Stiel in Form von Halbringen umschließen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Bei *Stenobothrus* sind i. A. nur am ersten Hinterleibssegment deutliche Anhänge. Sie gleichen den lateral entspringenden zipfelartigen Fortsätzen des *Peripatus*-Embryo (BALFOUR l. c. I. Bd. pag. 364. Fig. 169).

**Gasteropacha quercifolia L.**

(Taf. XXV Fig. 9.)

Von den zahlreichen in meinem Besitz befindlichen Keimstreifstadien dieses Schmetterlings bringe ich vorläufig in Fig. 9 nur ein, für unsere Zwecke besonders lehrreiches Stadium zur Darstellung. An demselben beachte man zunächst, dass die paarigen Segmentplatten in diesem Stadium nur auf ihrer inneren, d. i. der Medianlinie zugekehrten Seite von einander separirt sind, während das Ektoderm (*ce*) am Rande des Keimstreifs noch keine Intersegmentalfalten zeigt. Dies hängt damit zusammen, dass auf dieser Entwicklungsstufe der Entoblast (*ms*) jeder Seite noch einen kontinuierlich, durch alle Segmente gehenden Strang bildet, der sich in der Mitte jedes Segmentes zu einem länglichen Sack erweitert.

Später, wenn diese segmentalen Entoblastsäcke sich von einander trennen, schieben sich zwischen denselben auch vom Rande her Ektodermfalten ein.

Weiter verdient der Ursprung der Segmentanhänge unser Interesse. Bei *Hydrophilus* und *Lina* steht es, wie wir sahen, außer Zweifel, dass die Anhänge vom hinteren Rand der Segmente ausgehen, während sie bei *Stenobothrus* seitenständig sind. Bei unserem Schmetterling (und wohl auch bei manchen anderen Insekten) ist das Verhalten wieder anders, ein Umstand, der aber auffallenderweise — so viel mir bekannt — noch nirgends erwähnt wurde. Die Sache ist die, dass, wie Fig. 9 lehrt, die Anhänge (Kiefer und Beine) nicht am Hinterrand der Segmente, sondern in der Mitte derselben entspringen, wesshalb ich sie auch als mittelständig bezeichne. Angedeutet wurde diese Lagerungsweise allerdings bereits von KOWALEVSKY<sup>1</sup> auf Taf. XII Fig. 8, die den Keimstreif eines Lindenschwärmers zeigt — man findet aber im Text auch nicht ein Wort darüber. Mir aber erscheint das Verhalten von großer morphologischer Wichtigkeit. Ich halte nämlich dafür, dass die endständig (opisthostatisch), mittelständig (mesostatisch) und seitenständig (pleurostatisch) gebildeten Segmentanhänge, streng genommen, gar nicht mit einander homologisirt werden dürfen, es wäre denn, dass der eine Bildungstypus phylogenetisch aus dem anderen hervorginge.

<sup>1</sup> Auch bei TICHOMIROFF (Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners. Russisch. Moskau 1882) findet man z. B. in Fig. 24 und 25, pag. 40, Andeutungen dieses Verhaltens.

Jedenfalls aber scheint mir mit dem Nachweis der besprochenen Lagerungsdifferenzen der Extremitätenanlagen für phylogenetische Zwecke ein nicht zu überschendes neues Kriterium gewonnen.

Auf die Abdominalanhänge komme ich erst zuletzt und schicke gleich voraus, dass in dieser Hinsicht mein Befund bei *Gasteropacha* sehr wesentlich von dem KOWALEVSKY's bei *Sphinx populi* abweicht. Die Raupen der genannten Schmetterlinge haben bekanntlich am 3., 4., 5., 6. und 9. Hinterleibssegment ein paar Ventralanhänge, während das 1. und 2., sowie das 7. und 8. Segment ohne solche Stummelbeine sind. Was nun KOWALEVSKY's Darstellung betrifft, so findet man an einem Keimstreif von *Sphinx* (Taf. XII Fig. 10), dessen Entwicklung jener des *Gasteropacha*-Keimstreifs in unserer Fig. 9 nur wenig voran ist, zehn Paare von Abdominalstummeln eingezeichnet. Es wären hier also auch die später anhangslosen Hinterleibssegmente (1, 2, 7 und 8) mit Gliedmaßen ausgerüstet oder mit anderen Worten: die an der Raupe an zwei Stellen unterbrochene Reihe von Abdominalanhängen wäre auf eine kontinuierliche Reihe embryonaler und mit den Brustbeinen nahezu gleichalteriger, also wohl auch homologer Anlagen zurückzuführen.

Meine Untersuchungsergebnisse erlauben mir aber keine derartige Schlussfolgerung. Ich vermag nämlich zunächst an dem in Fig. 9 abgebildeten Keimstreif keine Spur von Abdominalanhängen zu entdecken, denn die betreffenden Segmente ( $h_1$ — $h_3$ ) sind hier vollkommen glatt.

Aber auch an älteren Stadien, an denen bereits die lateralen Anlagen des Mitteldarmes vorhanden sind, sehe ich nichts von Anhängen. Erst viel später, nachdem die vier Kopfsegmente schon zu einer einheitlichen Kapsel verschmolzen und der Mitteldarm bereits eine ventrale Rinne bildet, treten solche Fortsätze auf und zwar keineswegs an allen Segmenten, sondern bloß an jenen, die auch noch im Raupenstadium Stummeln tragen.

Ohne KOWALEVSKY's Angaben bezweifeln zu wollen, muss ich also doch auf Grund meines Befundes und der Angaben TICHOMIROFF's<sup>1</sup> beim Seidenspinner die Abdominalanhänge der Raupen als sekundäre Bildungen auffassen.

<sup>1</sup> Man vergleiche u. A. die z. Th. allerdings sehr undeutlichen Textfiguren 27 und 28 pag. 41.



### Zusammenfassung und Folgerungen.

1) Am Keimstreif mancher Insekten kennt man abdominale Anhänge, die hinsichtlich ihrer Lagebeziehungen und ihrer Bildungsweise vollkommen mit den typischen oder Brustbeinen übereinstimmen und diesen somit homolog zu setzen sind.

2) Solche embryonale Hinterleibsanhänge sind mit voller Sicherheit bisher nachgewiesen:

- 1) bei Orthopteren: *Gryllotalpa* (RATHKE, KOROTNEFF, GRABER), *Oecanthus* (AYERS), *Mantis* (GRABER), *Blatta* (PATTEN), *Stenobothrus* (GRABER),
- 2) bei Neuropteren: *Neophalax* (PATTEN),
- 3) bei Coleopteren: *Hydrophilus* (KOWALEVSKY, HEIDER, GRABER), *Melolontha* (GRABER).

Außerdem wurde ihr Vorkommen behauptet bei den Hymenopteren (*Apis*) von BÜTSCHLI und bei Lepidopteren (*Sphinx*) von KOWALEVSKY und von WITLACZIL<sup>1</sup> bei Rhynchoten. So wenig zahlreich nun auch diese Daten sind, so dürfen wir doch mit Rücksicht darauf, dass bisher überhaupt nur sehr wenige Insekten auf die in Rede stehenden Anhänge untersucht sind, ganz ruhig annehmen, dass sie eine sehr weite Verbreitung haben.

3) Bei den meisten der genannten Insekten finden sich die fraglichen Anhänge bloß am ersten Hinterleibssegment, also im unmittelbaren Anschluss an die typischen Gliedmaßen deutlich ausgebildet; bei mehreren Formen (*Mantis*, *Oecanthus*, ? *Neophalax*) trifft man sie aber auch noch am zweiten und (seltener) am dritten Segmente (sicher u. A. bei manchen Spinnen). Für sämtliche Abdominalsegmente hingegen (die letzten zwei oder drei ausgenommen) ist ihr Vorkommen bisher bloß bei *Melolontha* sicher erwiesen; es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass wirkliche Poly- oder besser vielleicht Pantopodie u. A. auch bei *Hydrophilus* und bei der Biene vorkommt.

4) Die Abdominalanhänge sind stets vollkommen ungegliedert und, im Vergleich mit den thorakalen Gliedmaßen, i. A. und namentlich auch in der ersten Anlage, ganz rudimentär. Letzteres gilt insbesondere von allen, auf das erste Anhängepaar folgenden Auswüchsen, indem diese fast immer nur als niedere Höcker erscheinen.

5) Die Anhänge des ersten Segmentes treten ganz oder fast gleich-

<sup>1</sup> Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. XL. Bd. pag. 581 u. a. a. O.

zeitig mit den Brustbeinen auf, die hinteren dagegen scheinen, z. Th. wenigstens, erst später hervorzusprossen.

6) Sämmtliche bisher bekannt gewordenen, den Beinen homologen Anhänge, die sich am Embryo, nahezu gleichzeitig mit den Thorakalgliedmaßen bilden, erhalten sich auch nur während der Embryonalperiode. Ausgenommen wären, wenn sich KOWALEVSKY'S Befund bestätigt, nach den derzeitigen Ergebnissen bloß die Schmetterlinge.

7) Aber auch innerhalb der embryonalen Periode ist die Existenzdauer der Abdominalanhänge eine sehr ungleiche. Während nämlich das erste Anhangspaar (das i. A. auch zuerst entsteht), bis zum Auschlüpfen des Embryo nachweisbar ist, haben die übrigen (i. A. auch später auftretenden) Paare meist nur ein ganz ephemeres Dasein, ein Umstand, der mitunter wohl auch ihren Nachweis vereitelt.

8) Sehr verschieden ist ferner auch der Grad und die Art und Weise der Entfaltung des ersten Paares von Anhängen.

Man unterscheidet zunächst zwei Fälle: die Anhänge erfahren entweder, unter Beibehaltung der ursprünglichen Stummelform, eine allmähliche Reduktion (*Hydrophilus*, ? *Neophalax*) oder, was die Regel, sie wandeln sich in flache (inwendig nur von lockeren Zellen erfüllte) Säckchen um, die mittels eines, durch Einschnürung ihrer Basis entstandenen hohlen Stieles am Körper hängen. Sehr ungleich ist aber die Größenentfaltung der letzteren Kategorie von Anhängen oder der Sackform. Während nämlich diese Gebilde in der Regel höchstens ein Drittel der Beinlänge erreichen, entfalten sie sich beim Maikäfer zu sehr umfangreichen Organen, die zusammen nahezu die ganze Bauchseite bedecken.

9) Der Umstand, dass alle oder doch einige Paare der embryonalen Abdominalanhänge so unausgebildet bleiben und z. Th. auch einen so kurzen Bestand haben, dass ihnen unmöglich irgend eine Funktion zugesprochen werden kann, lässt es wohl als ganz sicher erscheinen, dass sie bloße, auf verschiedenen Stadien der Verkümmernng befindliche Überreste von Gliedmaßen sind, oder mit anderen Worten, dass die Insekten (und mit ihnen die Spinnen von Vorfahren abstammen, die (und vermuthlich im erwachsenen Zustand) auch am Hinterleib wohl entwickelte und einer bestimmten Funktion dienende Extremitäten besaßen.

Mit Rücksicht darauf, dass die in Rede stehenden Anhänge die verschiedensten Grade der Verkümmernng zeigen, wird man insbe-

sondere auch jene Insekten, bei denen solche Rudimente gegenwärtig gar nicht mehr nachweisbar sind, gleichwohl ebenfalls auf polypode Vorfahren zurückzuführen haben.

10) Fraglich bleibt aber vorläufig die Beschaffenheit der supponirten Abdominalgliedmaßen der polypoden Insektenvorfahren. A priori scheint allerdings die Annahme am meisten für sich zu haben, dass die Anhänge des Abdomens, ähnlich etwa wie bei den Myriopoden, denen des Thorakalabschnittes gleichen, also wahre Beine waren.

Für diese Auffassung spräche insbesondere auch das Verhalten bei jenen Thysanuren (*Campodea* etc.), die auch im reifen Zustand beinähnliche Abdominalanhänge besitzen. Abgesehen davon aber, dass wir — so viel mir bekannt — nicht bestimmt wissen, ob diese Thysanurengriffel ihrer embryonalen Anlage nach den Brustbeinen wirklich homolog sind, lassen sich gegen die erwähnte Annahme der Homopodie der Insekten-Ahnen noch andere Gründe vorbringen. Der Haupteinwand ist der, dass die zur Beurtheilung unserer Frage fast allein nur in Betracht kommenden Anhänge am ersten Hinterleibsegment in der Regel und bei verschiedenen Insektenordnungen eine vom Beintypus wesentlich abweichende Sack- oder Blattform haben. Man könnte allerdings wieder sagen, dass diese Anhänge vielleicht erst sekundär — in Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen — den Charakter kiemenartiger Säcke erhielten; es ist aber auch möglich, dass die abdominalen Segmentanhänge ursprünglich schon als Kiemen fungirten bezw. dass die Vorfahren der Insekten und Spinnen heteropod waren und gewissen, mit hinteren Kiemensäcken ausgestatteten Crustaceen nahe standen. Dafür spricht meines Erachtens insbesondere der Umstand, dass die fraglichen Anhänge auch im Stadium der höchsten Entfaltung in der Regel noch immer den Eindruck rudimentärer Organe machen.

Czernowitz, im September 1887.



## Erklärung der Abbildungen.

### Durchgehende Bezeichnungen:

<i>a</i>	Anus,	<i>h<sub>1</sub></i>	Vorderkiefer (Mandibeln),
<i>b<sub>1</sub></i>	Vorderbeine,	<i>h<sub>2</sub></i>	Mittelkiefer (Maxillen),
<i>b<sub>2</sub></i>	Mittelbeine,	<i>h<sub>3</sub></i>	Hinterkiefer (Unterlippe),
<i>b<sub>3</sub></i>	Hinterbeine,	<i>kl</i>	Kopflappen,
<i>f</i>	Fühler,	<i>ol</i>	Oberlippe,
<i>g</i>	Ganglienkette,	<i>o.g</i>	obere Schlundganglien,
<i>h<sub>1</sub></i>	erstes Hinterleibssegment,	<i>m</i>	Mund,
<i>h<sub>2</sub></i>	zweites -	<i>mi</i>	Mittelstrang der Bauchmarkanlage,
	etc.	<i>s</i>	Seitenstrang - -
<i>h<sub>1a</sub></i>	Anhänge des ersten H.-Segmentes,	<i>st<sub>1</sub>, st<sub>2</sub> etc.</i>	erstes, zweites etc. Stigmenpaar.
<i>h<sub>2a</sub></i>	- - zweiten -		
	etc.		

### Tafel XXV.

Fig. 1—6. *Hydrophilus piceus* L.

- Fig. 1. Isolirter Keimstreif mit den ersten Extremitätenanlagen von der Bauchseite. Cam. luc. Vergr.  $30/1$ .
- Fig. 2. Isolirter Keimstreif mit differenzirten Extremitäten von der Bauchseite. Cam. luc. Vergr.  $30/1$ .
- Fig. 3. Stück desselben Keimstreifs stärker vergrößert von der Bauchseite. *d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub>* etc. Verbindung zwischen den Gliedmaßen und dem Seitenstrang der Bauchmarksanlage. Vergr.  $60/1$ .
- Fig. 4. Stück eines älteren Keimstreifs. *md* longitudinale Stränge an beiden Rändern des Keimstreifs, aus denen der Mitteldarm hervorgeht. *tr<sub>1</sub>, tr<sub>2</sub>* etc. Tracheenanlagen. Ansicht theils von der Ventral-, theils von der Dorsalseite. Vergr.  $60/1$ .
- Fig. 5. Mitteltheil eines fast reifen Embryo. *l* schuppenartige Fortsätze am Rande der dorsalen Hinterleibsplatten. Vergr.  $12/1$ .
- Fig. 6. Ei mit Keimstreif. Kopie aus KOWALEVSKY's Arbeit »Embr. Studien an Würmern und Arthropoden«. Taf. VIII Fig. 8.
- Fig. 7. Vorderhälfte des Keimstreifs aus einem drei Tage alten Ei von *Lina tremulae*. Vergr.  $40/1$ .
- Fig. 8. Isolirter Keimstreif von *Mantis religiosa* L. *Au* Anlage der Facett-Augen. Cam. luc. Vergr.  $30/1$ .
- Fig. 9. Vorderhälfte des Keimstreifs aus einem  $2\frac{1}{2}$  Tage alten Ei von *Gastropacha quercifolia* L. *ec* Ektoderm, *ms* Entoblast. Cam. luc. Vergr.  $50/1$ .







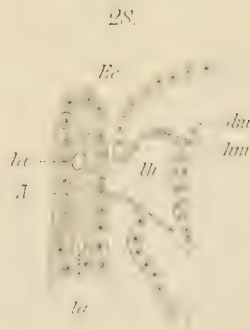
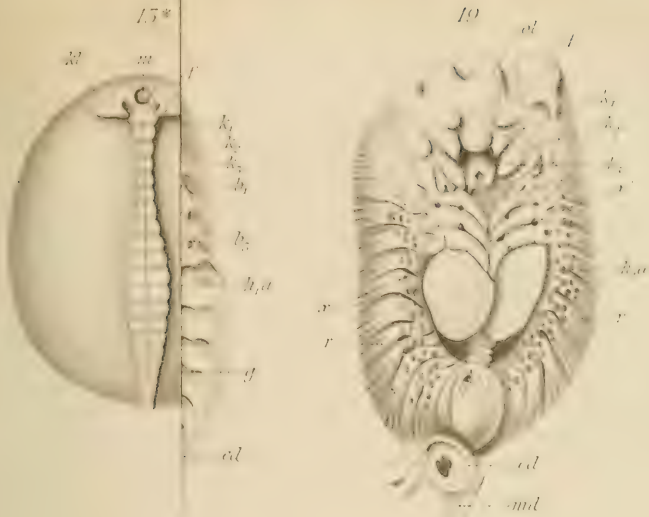




Fig. 10—14. *Gryllotalpa vulgaris* L.

- Fig. 10. Flächenansicht eines relativ jungen Keimstreifs. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 11. Profilansicht desselben Stadiums. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 12. Isolirter Keimstreif eines späteren Stadiums. *sto* Stomodaeum, *pr* Proctodaeum, *a, b* Anlagen der Analborsten. Cam. luc. Vergr.  $24/1$ .  
 Fig. 13. Fast reifer Embryo. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 14. Isolirter Anhang des ersten Hinterleibssegmentes 0,4 mm groß. *sa* Sack, *st* Stiel desselben. Vergr.  $100/1$ . *z* eine stärker vergrößerte Zelle der Sackwand.

## Tafel XXVI.

Fig. 15\*—24. *Melolontha vulgaris* L.

- Fig. 15\*. Ei mit Keimstreif. Neun Tage alt. Vergr.  $12/1$ .  
 Fig. 15. Isolirter Keimstreif von einem 13 Tage alten Ei. *m, a* Anlagen der MALPIGHI'schen Gefäße am Enddarm. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 16. Ein mittleres Stück desselben Keimstreifs. Vergr.  $45/1$ .  
 Fig. 17. Isolirter Keimstreif von einem 17 Tage alten Ei, theils von der Ventral-, theils von der Dorsalseite aus betrachtet. *md*, *md'* bandförmige Mitteldarmanlagen. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 18. Isolirter Keimstreif, flach ausgebreitet, von einem 19 Tage alten Ei von der Bauchseite. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 19. Embryo von einem 22 Tage alten Ei. Längs des Rückens aufgeschnitten und dann flach ausgebreitet. *r* Rückenplatten. Der Enddarm (*ed*) mit dem Mitteldarm (*md*) von der Dorsal-, das Übrige von der Ventralseite dargestellt. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 20. 30 Tage alter Embryo in seiner natürlichen Position von der Seite. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 21. 34 Tage alter (zum Ausschlüpfen reifer) Embryo, ganz eingerollt. *k* Kopf, *sch* Schwanztheil. Vergr.  $15/1$ .  
 Fig. 22. Ventrale Hälfte eines Querschnittes durch den Embryo Fig. 19 in der Richtung der Linie *xx'*. *dk* Dotterkerne, *mi* Mitteldarm, *cu* abgelöste Cuticula des Ektoderms, *c* Gerinnsel mit einzelnen Zellelementen (Ausscheidung der Serosa). *m<sub>1</sub>*, *m<sub>2</sub>* etc. Muskeln. *tr* Tracheen. Vergr.  $90/1$ .  
 Fig. 23. Querschnitt durch die Mitte des sackartigen Anhanges am ersten Hinterleibssegment (*h<sub>1a</sub>* Fig. 19). *a* Außenseite, *i* Innenseite, *e* Ektoderm-, *ms* Mesodermzellen. Vergr.  $500/1$ .  
 Fig. 24. Querschnitt durch ein Hinterbein. *e* kleine, *E* eingesprengte große Ektodermzellen, *ms* Mesodermzellen, *m* Muskeln, *tr* Tracheen. Vergr.  $500/1$ .  
 Fig. 25—28. *Oecanthus niveus*. (Kopien nach AYERS.)  
 Fig. 25. Abdominalanhänge (AYERS' Taf. XVIII Fig. 20). Vergr.  $50/1$ .  
 Fig. 26. Isolirter Abdominalanhang des ersten Segmentes — »gill-pad« — (AYERS' Taf. XVIII Fig. 28). Vergr.  $225/1$ .  
 Fig. 27. Hinterbeine und erster Abdominalanhang (AYERS' Taf. XIX Fig. 2). Vergr.  $50/1$ .  
 Fig. 28. Linke Hälfte eines Querschnittes durch das erste Hinterleibssegment (AYERS' Taf. XXII Fig. 13). *Ec* Ektoderm, *dm* Darmdrüsenblatt, *hm* Mesoderm, *lh* Leibeshöhle, *A* Anhang, *la* lacunöse Räume. Vergr.  $125/1$ .



# Anatomisches über Cetaceen.

Von

**Prof. Max Weber**

in Amsterdam.

---

Mit Tafel XXVII, XXVIII und 2 Holzschnitten.

---

## I. Über den Carpus der Cetaceen.

In Nachfolgendem sollen einige Beobachtungen über den knöchernen Carpus der Cetaceen, insbesondere über den der Odontoceti, mitgetheilt werden. Die Verschiedenheiten, die sich an diesem, beim erwachsenen oder wenigstens reifen Thiere in so reichem Maße erkennen lassen, zu gruppiren und in Zusammenhang zu bringen, war hierbei das Hauptaugenmerk; von selbst musste eine Deutung der Carpalelemente versucht werden.

Gleich hier sei aber hervorgehoben, dass ich diese Deutungen nur als provisorische betrachte. Wiederholt soll im Laufe der Mittheilung darauf gewiesen werden, warum sie nur diesen provisorischen Charakter haben können, was ich geehrte eventuelle Kritiker bitten möchte, im Auge zu behalten. Trotzdem wird man vielleicht — auch von einem systematischen Gesichtspunkte aus — das Zusammentragen dieser Baustoffe nicht ganz überflüssig finden.

Bekanntlich herrscht über die Zusammensetzung des Carpus der Cetaceen noch keine Einigkeit, was auch schwerlich der Fall sein kann, so lange man die Carpalelemente nur ungenügend kennt und nicht besser orientirt ist, selbst über den Bau des Carpus beim erwachsenen und jungen Thiere. Dass selbst diese erste Bedingung nur erst ungenügend erfüllt ist, liegt hauptsächlich wohl daran, dass vielfach nur verstümmelte Flossen zur Untersuchung vorliegen, sei es, dass sie bei der Strandung des untersuchten Wales verletzt

wurden, sei es, dass bei der Maceration etwas verloren ging, was wegen des knorpeligen oder nur wenig verknöcherten Zustandes der Carpalelemente häufig der Fall ist. Auch wirkt die Eintrocknung der macerirten Extremität — wenn sie nicht mit ganz besonderer Vorsicht geschieht — sehr nachtheilig auf den Carpus, der in manchen Fällen hierdurch so verunstaltet wird, dass man ein richtiges Bild nur vom frischen Carpus erhält oder von solchen, die in irgend einer Weise feucht aufbewahrt werden.

Bis vor Kurzem galt als Regel, dass der Carpus der Cetaceen niemals mehr als sieben Elemente besitze. Bei FLOWER<sup>1</sup> heißt es: »Excluding the above [sc. Pisiforme] the Carpus of the Odontoceti appears never to consist of more than six bones, three belonging to the proximal and three to the distal row.« Eine Ansicht, die sich in der neuesten Auflage seiner »Osteology of Mammalia«<sup>2</sup> wiederholt findet, mit Hinzufügung jedoch, dass hinsichtlich dieser Bestimmung der Carpalelemente wichtiger Zweifel herrscht.

Kurz vor FLOWER hatte VAN BAMBEKE<sup>3</sup> schon die Behauptung ausgesprochen, dass »le nombre des os carpiens, chez les Cétacés en général varie d'un à sept.« Diese höchste Zahl, die sich nach VAN BAMBEKE bei Hyperoodon findet, setzt sich nach ihm aus drei proximalen Knochen: Radiale, Intermedium, Ulnare, und aus vier distalen: Carpale distale 1, 2, 3 und 4 zusammen. FLOWER hingegen findet neben den drei genannten proximalen zuweilen noch ein Pisiforme, und in der distalen Reihe höchstens nur drei selbstständige Verknöcherungen, »corresponding apparently with the trapezoid, magnum, and unciform«.

Was die erste Reihe angeht (Procarpus), stehen mithin VAN BAMBEKE und FLOWER, was die zweite Reihe (Mesocarpus) angeht. VAN BAMBEKE ganz allein auf dem Standpunkte, den GEGENBAUR bereits früher so genau präcisirte und der uns weiterhin noch beschäftigen soll. Die vier distalen Carpalia, die VROLIK schon im Jahre 1848 beschrieb, sind nach GEGENBAUR »wie bei den übrigen Säugethieren zu deuten«. FLOWER<sup>4</sup> hingegen nimmt nur drei distale Carpalia an und sagt: »The trapezium appears never to be present as a distinct bone, although the first metacarpal so often assumes the characters and position of a carpal bone. that it may easily be

<sup>1</sup> W. FLOWER, Transact. Zool. Soc. of London. Vol. VI. pag. 360.

<sup>2</sup> W. FLOWER, Introduct. to the osteology of the Mammalia. 1885. pag. 301.

<sup>3</sup> VAN BAMBEKE, Mém. d. l'acad. de Belgique. Coll. in 8°. 1865.

<sup>4</sup> W. FLOWER, Osteology of Mammalia. London 1885. pag. 299.

taken for it.« Eine solche Abfertigung der Ansichten VROLIK's und GEGENBAUR's über den Fall von Hyperoodon, der ihm ganz unbekannt geblieben zu sein scheint, ist aber gewiss nicht zulässig ohne weitere Begründung.

In diese, wenn im Detail auch aus einander laufenden, dennoch darin zusammentreffenden Ansichten, dass höchstens sieben Theilstücke den Carpus zusammensetzen, hat sich nun allmählich eine Änderung angebahnt. Anfangs ganz unmerklich. P. J. VAN BENEDEN<sup>1</sup> hat doch bereits im Jahre 1865 in der Beurtheilung von VAN BAMBEKE's Arbeit die Mittheilung gemacht, dass in einem erwachsenen Hyperoodon, der, wie er meint, in Stuttgart bewahrt wird. »le procarpe et le mésocarpe réunis ont également huit os«, mithin einen Carpalknochen mehr als VROLIK's Exemplar. Diese allerdings kurze Notiz scheint ganz unbekannt geblieben zu sein.

Gleiches Los ist der Beobachtung BARDELEBEN's<sup>2</sup> widerfahren. dass bei dem Exemplar von *Ziphius cavirostris*, das in Jena bewahrt wird, fünf distale Carpalia sich finden. Diese wichtige Notiz musste sich um so mehr der Aufmerksamkeit entziehen, als sie nur lautete: »Deutliche Anzeichen einer früheren Trennung in zwei Elemente zeigt das Hamatum bei den Beutelhieren, weniger auffallend bei den Nagern, sowie bei *Ziphius* (Hyperoodon).« Für Cetologen war damit aber noch nicht das Vorhandensein von fünf distalen Carpalia konstatiert, da ja Carpale 1 der herrschenden Meinung nach bei Cetaceen fehlen sollte. Durch gefällige Mittheilung von Prof. BARDELEBEN konnte ich den Sachverhalt so darlegen, wie oben geschah.

Aus einem ähnlichen Grunde blieb die vor BARDELEBEN gemachte Beobachtung von P. GERVAIS<sup>3</sup>, dass der Carpus des ihm vorliegenden Hyperoodon »a conservé huit os carpiens: trois au procarpe, dont l'intermédiaire plus fort que les deux autres, et cinq au mésocarpe, un pour chacun des cinq doigts, le cinquième de ceux-ci faisant saillie comme un pisiforme«, vielleicht gerade wegen der letzten Bemerkung ohne Einfluss, da sie der Vermuthung Raum giebt, dass GERVAIS in der That dieses Carpale distale 5 für ein Pisi-

<sup>1</sup> P. J. VAN BENEDEN, *Bullet. de l'Acad. Roy. Belgique*. 1865. pag. 390.

<sup>2</sup> K. BARDELEBEN, *Sitzungsber. der Jenaischen Ges. für Med. u. Naturw.* 1855. Sitzung vom 15. Mai und Sitzung vom 30. Oktober. Man vgl. auch MAX WEBER, *Über die cetoide Natur der Promammalia im Anatom. Anzeiger*. II. 1887. Nr. 2. pag. 49.

<sup>3</sup> P. J. VAN BENEDEN et P. GERVAIS, *Ostéographie des Cetacés*. Texte pag. 373.



forme hielt. GERVAIS fügt noch hinzu: »Le même nombre d'os carpiens existe aussi dans le squelette conservé au Musée de Lille.«

Bei den Ziphiiden kommt demnach eine Vermehrung der distalen Carpalia bis zu fünf öfters vor. TURNER<sup>1</sup> gebührt aber erst das Verdienst, diese wichtige Thatsache näher beleuchtet zu haben, als er die Hand eines erwachsenen Hyperoodon beschrieb, in welcher neben dem aus drei Carpalia bestehenden Procarpus ein Mesocarpus sich findet mit fünf Carpalia ( $C_{1-5}$ ), von denen jedes für sich mit dem Metacarpus des zugehörigen Fingers verbunden ist.

Diese Thatsache, in Verband mit dem Befunde bei Nagern und Beutelhieren (BARDELEBEN), wo gleichfalls das Hamatum in ein Carpale 4 und 5 getheilt sein kann, ist ein wichtiger Fortschritt unseres Wissens, wie GEGENBAUR<sup>2</sup> es seiner Zeit in seiner grundlegenden Arbeit in folgendem Satze zusammenfasste: »Bei allen Säugethieren kommt für das vierte und fünfte Metacarpale nur Ein Carpale vor, das Os hamatum, eine Erscheinung, für die weder bei Amphibien, noch bei Reptilien eine Analogie sich findet, die also für die Säugethiere charakteristisch ist.«

Auch in einem anderen Punkte haben wir seit jener wichtigen Schrift GEGENBAUR'S einen Schritt vorwärts gethan. Es werden dort auf pag. 50 neben anderen Säugethieren auch die Cetaceen als solche genannt, denen ein Centrale carpi abgehe.

Inzwischen hat TURNER<sup>3</sup> ein solches nachgewiesen bei Mesoplodon bidens und Globiocephalus melas. Bei letztgenanntem Thiere finde ich es gleichfalls an beiden Händen eines Exemplars und an der rechten Hand, die allein von einem zweiten Exemplar mir vorlag. Alle drei Hände zeigten gleichmäßig in der proximalen Reihe ein Radiale, Intermedium und Ulnare; in der distalen drei Carpalia: ich will sie Carpale 1, 2 und 3 nennen, ohne damit etwas zu präjudiciren über ihre eigentliche Bedeutung. Zwischen Carpale 1 und 2 (man vgl. Fig. 3) liegt nun mein Centrale ( $C$ ): in dem abgebildeten Falle ganz in der Reihe der distalen Carpusstücke, nur viel kleiner als diese und außer Beziehung zu den Metacarpalia. In meinen beiden anderen Fällen aber lag es mehr zwischen Radiale und dem Carpale 1 und 2. Inzwischen hat auch LEBOUcq<sup>4</sup>

<sup>1</sup> W. TURNER, Journ. of Anat. and Phys. Oct. 1885. pag. 183.

<sup>2</sup> C. GEGENBAUR, Untersuch. zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. Heft I. Carpus und Tarsus. 1864. pag. 45.

<sup>3</sup> W. TURNER, Journ. of Anat. and Phys. 1885. pag. 179 und 185.

<sup>4</sup> W. LEBOUcq, Anatom. Anzeiger. II. 1887. pag. 203.

nicht nur ein einfaches Centrale beim Fötus von *Monodon monoceros*, sondern auch ein doppeltes bei *Beluga* nachgewiesen.

Vor Kurzem theilte P. ALBRECHT<sup>1</sup> mit, »dass in dem Hamburger naturhistorischen Museum sich an beiden Händen eines *Tursiops tursio* radial von dem Scapho-trapezium ein besonderer, mit dem Radius artikulirender Knochen, den ALBRECHT für den letzten Rest eines *Digitus scaphularis* hält«. An den vier Händen von *Tursiops tursio*, die mir vorliegen, finde ich in keinem Falle einen, in der beschriebenen Weise liegenden selbständigen Knochen, wohl aber ein mit dem Radiale knöchern ganz verbundenes Knochenstück, das, einigermaßen rund von Form, den Eindruck früherer Selbständigkeit macht und erst später mit dem Radiale innig verbunden zu sein scheint. Wir hätten es demgemäß hier vielleicht mit einer stark entwickelten *Tuberositas navicularis carpi* zu thun, mit einem ungewöhnlich großen *Carpale proximale* des *Praepollex* (BARDELEBEN).

Außerdem finde ich aber, und davon meldet ALBRECHT nichts, bei *Tursiops tursio* ein anderes Carpusstück. Beide Hände eines Exemplares zeigen es so, wie Fig. 1 und 2 es darstellt. In der proximalen Reihe liegt das Radiale mit seiner großen »*Tuberositas*«, darauf folgt das Intermedium und zwischen diesem und dem Ulnare findet sich ein eckiges Knochenstück (*d*), das einer besonderen Facette der Ulna anliegt. An der rechten Hand eines anderen Exemplars zeigt sich dieses Carpusstück in gleicher Lage und Deutlichkeit, jedoch nur an der Innen- (Palmar-)fläche der Hand, wogegen an der Dorsalfäche jede Grenze zwischen diesem Knochen und dem Intermedium vollständig ausgegilt ist: beide Knochen sind hier ganz verschmolzen. Interessant ist es nun, dass an der linken Hand desselben Exemplars überhaupt jede Grenze zwischen beiden Knochen verwischt ist, so dass wir hier neben einander drei Stadien haben: Selbständigkeit beider Carpalstücke, theilweise und drittens gänzliche Verschmelzung beider zu einem Stück, das man, ohne Kenntnis der anderen Zustände, einfach für ein Intermedium in optima forma halten würde.

Eine Deutung dieses Carpusstückes weiß ich nicht zu geben, es müsste denn sein, dass man es für das Ulnare halten möchte. In welchem Falle man den Knochen, der gewöhnlich für das Ulnare gehalten und auf den Abbildungen 1 und 2 dem entsprechend mit *U* bezeichnet wurde, als *Carpale distale* 4 gedeutet werden müsste.

<sup>1</sup> P. ALBRECHT, *Anatom. Anzeiger*. I. 1886. pag. 345.

Ganz vor Kurzem hatte ich nun Gelegenheit, einen jungen *Lagenorhynchus albirostris* von nur 1,79 m Länge zu untersuchen, an welchem die Carpalia erst theilweise den Anfang einer Verknöcherung zeigten, in der Hauptsache aber noch knorpelig und durch straffes, schniges Bindegewebe an einander geheftet waren (Taf. XXVIII Fig. 5). Hier fand sich nun, und zwar an beiden Flossen, gleichfalls der Ulna anliegend, ulnarwärts vom Intermedium ein deutlich abgegrenztes Carpalelement, das auf der Palmar- und Dorsalfäche gleich deutlich war (Fig. 6). In seiner Lage und seinem Größenverhältnis stimmte es vollkommen überein mit dem so eben beschriebenen fraglichen Carpalelement von *Tursiops*. Im Gegensatz zu diesem konnte ich aber an der Flosse eines erwachsenen Individuums (Fig. 5) keine Spur mehr davon entdecken. Wenn es nicht ganz verschwindet, so dürfte es wohl am wahrscheinlichsten mit dem Intermedium verschmelzen.

Dass mithin außer beim erwachsenen *Tursiops* auch beim jungen *Lagenorhynchus* in gleicher Lage und von gleich kleinem Ausmaß ein drittes, der Ulna anliegendes proximales Carpalelement vorkommt, macht es gewiss nicht unwahrscheinlicher, hierin ein Ulnare zu sehen und das distale ulnare Carpalelement, das gewöhnlich als Ulnare gedeutet wird, für ein Carpale distale 4 zu halten.

Nachdem im Vorhergehenden Fälle von — für Säugethiere — außergewöhnlicher Vermehrung der Carpalelemente besprochen wurden und zwar das Vorkommen von fünf Carpalia in der distalen Reihe des Carpus, Auftreten eines Centrale carpi bei *Mesoplodon bidens*, *Globiocephalus melas*, *Monodon monoceros* (Fötus) und *Beluga leucas* (Fötus), ferner Vorhandensein eines proximalen Carpalkstückes für einen »Praepollex«, endlich Erwähnung eines räthselhaften Carpalknochens, beides bei *Tursiops tursio* — dürfte es jetzt an der Zeit sein, nach dem gewöhnlichen Verhalten des Carpus der Cetaceen zu fragen. Hierbei sollen nur die Odontoceti in Betracht gezogen werden, da mir über die Mysticoceti kein ausreichendes Material zur Verfügung steht, andererseits auch wohl von Prof. J. STRUTHERS, dem die Cetologie schon so viele wichtige Beobachtungen verdankt — ich erinnere nur an seine Untersuchung über Becken und Rudiment der hinteren Extremität der Wale — weitere Ausarbeitung seiner vorläufigen Mittheilung<sup>1</sup> über den Carpus der Cetaceen zu erwarten ist.

<sup>1</sup> J. STRUTHERS, On the carpal bones in various Cetaceans. Rep. British Assoc. 1886.



Wir sahen oben, dass VAN BAMBEKE, der sich am ausführlichsten über den Carpus der Cetaceen ausgelassen hat, bei Delphiniden im Procarpus Radiale, Intermedium und Ulnare findet. Eine gleiche Deutung wird nun von der Mehrheit der Forscher angenommen, nur dass in einzelnen Fällen noch ein Pisiforme hinzukommt. In neuerer Zeit weichen von dieser Auffassung nur ab MALM und vielleicht auch OWEN und ALBRECHT. MALM<sup>1</sup> huldigt nämlich der Ansicht, dass in den Fällen, wo der Carpus aus fünf Stücken besteht, die erste Reihe derselben aus einem »Scapho-trapezium«, Lunatum und »Cunei-unciforme« sich zusammensetze: sind sechs Carpalia vorhanden, so soll entweder an Stelle eines »Scapho-trapezium« ein Scaphoid und Trapezium vorhanden sein oder aber das »Cunei-unciforme« hat sich in ein Cuneiforme und Unciforme zerlegt. Wodurch diese Ansicht bewiesen werden soll, ist mir nicht deutlich geworden. Sieht man die zahlreichen Zeichnungen an, die MALM von der Handwurzel der Cetaceen gegeben hat, und achtet hierbei auf ein Knochenstück, z. B. das erste, welches Phalanx des Daumens heißt — Metacarpi scheint MALM ganz abgeschafft zu haben — so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, dass die sehr ausführliche Abhandlung nicht ganz frei ist von vorgefasster Meinung.

OWEN<sup>2</sup> wurde so eben im Zusammenhang mit MALM genannt, da auch bei ihm in den wenigen Zeilen, die dem Carpus der Cetaceen gewidmet sind, vom ersten Carpalknochen an der radialen Seite gesagt wird, dass er »answers to the scaphoid and trapezium«. Eine Begründung irgend welcher Art fehlt, es wird selbst nicht einmal deutlich, ob hiermit das allgemeine Verhalten bei Cetaceen überhaupt oder das specielle bei *Balaena australis* gemeint ist.

In einer kurzen Notiz ALBRECHT's<sup>3</sup> endlich wird gleichfalls von einem »Scapho-trapezium« ohne weitere Erklärung gesprochen.

Da es uns zunächst um eine Charakterisirung des allgemeinen Verhaltens zu thun ist, halten wir fest an der Auffassung, wie sie wohl GEGENBAUR<sup>4</sup> zuerst mit allgemeinerer Gültigkeit formulirte: » . . . der erste Abschnitt des Carpus besitzt gewöhnlich die drei typischen Stücke, die bei Delphinen durch die theilweise Einlage-

<sup>1</sup> MALM, K. Wet. Akad. Handl. Stockholm. Bd. IX. 1871.

<sup>2</sup> R. OWEN, Comp. Anatomy of Vertebrates. II. pag. 427.

<sup>3</sup> P. ALBRECHT, Apatom. Anzeiger. I. 1886. pag. 345.

<sup>4</sup> C. GEGENBAUR, Unters. zur vergl. Anat. I. Carpus und Tarsus. 1864. pag. 48.

rung des Intermedium (Lunatum) zwischen die Enden von Radius und Ulna sogar noch die ganz primordialen Verhältnisse bieten.«

Zu diesen drei Knochen gesellt sich zuweilen ein knöchernes Pisiforme, das im Allgemeinen klein bleibt, erst spät verknöchert und daher wohl häufig beim Reinigen der Flosse verloren geht. So erklärt es sich wohl, dass von *Phocaena communis* und *Delphinus delphis* dieser Knochen nicht weiter angegeben wird, obwohl bereits RAPP<sup>1</sup> ausdrücklich sagt, dass bei beiden genannten Thieren die erste Reihe vier Knochen hat. »Der kleine spitzig hervorragende Knochen in der ersten Reihe am Ulnarrande wird leicht übersehen, da er sehr spät zu verknöchern scheint.«

Ein Pisiforme kommt ferner vor bei *Tursiops tursio*, wo ich es an zwei Skeleten sehe (Fig. 1 und 2), befestigt am Ulna-Ende und Procarpus. FLOWER hat es von *Physeter macrocephalus* und *Inia* angezeigt. Von letzterem Thiere, sowie von *Oulodon Grayi* bildete auch GERVAIS<sup>2</sup> es ab. Ferner fand TURNER es bei *Mesoplodon bidens* und einem alten Exemplar von *Hyperoodon rostratus*, während es an drei jüngeren Exemplaren, die in Amsterdam bewahrt werden, fehlt — wenigstens knöchern. Bei *Inia* liegt das Pisiforme frei von der Ulna in der Höhe der distalen Carpalia. J. STRUTHERS<sup>3</sup> sagt ganz allgemein: »the pisiform varies in its development. In some it appears as if partially continuous with the cartilaginous epiphysis of the ulna.«

Nachdem wir im Vorhergehenden konstatirt haben, dass von den Stücken der ersten Reihe des Carpus eins allgemein als Intermedium (Lunatum) angesehen wird, und dass über ein zuweilen vorkommendes Pisiforme auch kein Zweifel bestehen kann, während solcher wohl besteht über unser Radiale und Ulnare, gilt es jetzt die Bedeutung der zweiten Carpusreihe zu erörtern. Hierbei kommen von selbst Radiale und Ulnare nochmals zur Sprache.

Eine solche Besprechung ist nicht frei von großen Schwierigkeiten, die gegenwärtig nur erst zum Theil aus dem Wege zu räumen sind. Schon GEGENBAUR<sup>4</sup> hat darauf gewiesen, dass es nicht leicht sei, das mit den übrigen Säugethieren Gemeinsame von dem erst innerhalb der engeren Abtheilung der Cetaceen Hinzugekommenen

<sup>1</sup> RAPP, Die Cetaceen. 1837. pag. 75.

<sup>2</sup> P. J. VAN BENEDEN et P. GERVAIS, Ostéographie des Cetacés.

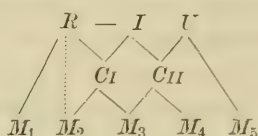
<sup>3</sup> J. STRUTHERS, On the carpal bones in various Cetaceans. Rep. British Assoc. 1886.

<sup>4</sup> C. GEGENBAUR, Unters. zur vergl. Anat. I. Carpus und Tarsus. pag. 48.

abzulösen: dass ferner gerade der zweite Abschnitt des Carpus beträchtliche Verschiedenheiten aufweise.

Bevor ich die verschiedenen Auffassungen der Autoren bespreche, will ich eine Übersicht der Anzahl der Carpalelemente geben, die wir bei den Odontoceti finden. Hierbei soll nur der Thatbestand festgestellt werden; die gebrauchten Namen sollen nur die Lagebeziehung der Carpusstücke zu einander zum Ausdruck bringen, ohne dass eine allgemeinere Bedeutung an den Namen geheftet wird.

Folgender Zustand findet sich am häufigsten (cf. Fig. 7). Neben den drei proximalen Carpalknochen: Radiale, Intermedium und Ulnare giebt es zwei distale, die wir  $C_I$  und  $C_{II}$  nennen wollen. Die Lagebeziehung derselben zu einander und zu den fünf Metacarpi ist graphisch vorgestellt diese:



Dieses Schema dürfte mit Außerachtlassung von kleinen, mehr nebensächlichen Abweichungen für folgende Zahnwale gelten: *Physeter macrocephalus*, *Grampus griseus*, *Pseudorca crassidens*, *Orca gladiator*, *Sotalia pallida*, *Phocaena communis*, *Delphinus delphis*, *Lagenorhynchus albirostris* (altes Thier)<sup>1</sup>, *Tursiops tursio* (theilweise)<sup>2</sup>, *Platanista gangetica* (?). Die mehr nebensächlichen Abweichungen beziehen sich darauf, dass zuweilen  $M_2$  einzig mit  $C_I$  nicht auch mit  $R$  verbunden ist; ferner darauf, dass in einzelnen Fällen die Handwurzel so breit, gleichzeitig aber auch so kurz wird, dass namentlich  $C_{II}$  sich zwischen  $I$  und  $U$  schiebt und mit der Ulna in Berührung kommt (*Physeter*, *Pseudorca*, *Grampus*, *Orca*). Gleiches kann  $C_I$  thun, indem es sich zwischen  $R$  und  $I$  schiebt und demgemäß dem Radius anliegt (*Lagenorhynchus*). Stets aber ist die Handwurzel der genannten Cetaceen charakterisirt durch den Besitz von nur zwei Carpalia distalia. Drei Carpalia finden sich bei *Inia Geoffrensis*, *Pontoporia Blainvillei*, *Globiocephalus melas*, *Oulodon Grayi*, *Epiodon patachonicum*, sowie meist bei *Mesoplodon bidens*:

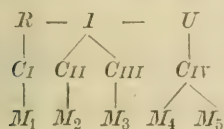
<sup>1</sup> Wir sahen oben, dass beim jungen *Lagenorhynchus* die Sache anders liegt, in so fern als hier noch ein proximales, ulnar gelegenes Carpalelement hinzukommt, wodurch die distale Reihe gleichfalls drei Carpalia erhält und die Flosse mithin in unsere folgende Abtheilung gehören würde.

<sup>2</sup> Man vergleiche das für *Lagenorhynchus* Gesagte.

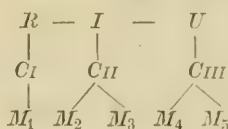


auch ist es von *Hyperoodon rostratus* beschrieben, jedoch nur von jungen Skeleten. Hier treffen wir mithin schon gleich auf Ausnahmen. Bei Mesoplodon kann nämlich die Zahl der distalen Carpalstücke bis zu vier, bei Hyperoodon gar bis zu fünf steigen, wodurch diese Fälle in unsere dritte, folgende Rubrik gehören würden. Dazu kommt noch, dass, abgesehen hiervon, auch desshalb kein einfaches Schema gegeben werden kann, weil das Verhalten der Metacarpi zu den Carpalia ein verschiedenes ist, wie aus folgenden Schemata erhellt, die hier einen Platz finden müssen, wegen wichtiger Schlussfolgerungen, die hieraus zu entnehmen sind. Der Unterschied in

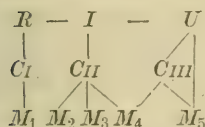
## 1. Mesoplodon nach MALM.



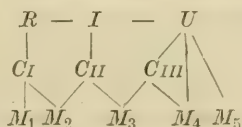
## 2. Mesoplodon nach TURNER, VAN BENEDEN und GERVAIS.



## 3. Onlodon Grayi



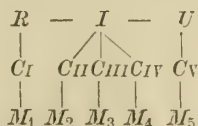
## 4. Inia, Pontoporia, Globiocephalus



der distalen Carpalreihe des Mesoplodon von TURNER, P. J. VAN BENEDEN<sup>1</sup> und GERVAIS<sup>2</sup> gegenüber dem Exemplar von MALM beruht, wie zu erweisen ist, auf einer Verschmelzung von  $C_{II}$  und  $III$ . Solche Verschmelzungen werden uns weiterhin noch mehr beschäftigen.

Vier bis fünf Carpalia finden sich bei *Hyperoodon rostratus* und an einem Exemplar von *Ziphius cavirostris*, wie oben schon kurz gemeldet wurde.

Von *Hyperoodon* können wir der Beschreibung TURNER's<sup>3</sup> dieses Schema entnehmen:



<sup>1</sup> P. J. VAN BENEDEN, Mém. couron. de l'Acad. roy. Belgique. Coll. in 8<sup>o</sup>. T. XVI. 1864. pag. 21.

<sup>2</sup> P. J. VAN BENEDEN et P. GERVAIS, Ostéographie des Cétacés. pag. 401.

<sup>3</sup> TURNER, Journ. of Anat. and Physiol. 1885.

Von den drei Exemplaren von *Hyperoodon*, die in Amsterdam aufbewahrt werden, hat dasjenige, das ich sammelte, beiderseits vier distale *Carpalia* (vgl. Fig. 4) entsprechend  $C_{I-IV}$ .  $C_{III}$  ist der kleinste Knochen und an der einen Hand beiderseits noch ganz mit Knorpel bedeckt. An einem kleineren Exemplar sind nur drei knöchernen distale *Carpalia* entwickelt.

In diese dritte Abtheilung müsste eigentlich auch *Monodon monoceros* und *Beluga leucas* aufgenommen werden, da nach neuester Untersuchung von LÉBOUCQ<sup>1</sup> hier gleichfalls fünf resp. vier distale *Carpalia* gefunden werden. Jedoch beim Fötus; von knöchernen *Carpalia* spricht er nicht. Über diese aber, die uns hier interessiren, weiß ich nach den Skeleten, die ich gesehen habe, nichts Sicheres mitzutheilen.

Bevor ich zur Besprechung der verschiedenen Deutungen übergehe, denen die oben in drei Kategorien gebrachten *Carpalelemente* unterworfen wurden, möchte ich auf einige Punkte von allgemeinerer Bedeutung weisen.

Zunächst spielen ohne Frage postembryonale Verschmelzungen von *Carpalelementen* eine Rolle bei der Bildung des knöchernen *Carpus* des erwachsenen Thieres; hiermit ist gemeint, dass bei der Ossifikation der knorpelig präformirten *Carpalia* eine Verschmelzung solcher Ossifikationen statthaben kann.

Solchen Fall lernten wir schon bei *Mesoplodon bidens* kennen. Dasselbe müssen wir ferner annehmen für den gleichen Knochen, den ich oben für *Lagenorhynchus (juvenis)* anzeigte. Weiter beschrieb ich es von dem neuen Knochen bei *Tursiops tursio*, der mit dem Intermedium verschmelzen kann. Einen ähnlichen Fall von Verschmelzung hat TURNER von *Globiocephalus* bekannt gemacht. Das Maximum einer solchen, gleichzeitig auch mit einer Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig lässt, zeigt uns *Berardius arnuxi*. Hier ist nicht nur *R* und *I* verschmolzen, sondern auch *U* und  $C_{III}$ , jedoch so, dass eine Grube oder wenigstens eine Furche deutlich die ursprüngliche Grenze andeutet (P. GERVAIS und W. FLOWER). Diese Beispiele mögen genügen.

Weiter ist wichtig das Verhalten von *Metacarpus* 1 und 5. Ersterer kann sich entweder mit einem *Carpale* distale oder mit dem *Radiale* direkt, letzterer entweder mit einem *Carpale* distale oder aber mit *Ulnare* verbinden. Im letzteren Falle grenzt  $M_5$  entweder

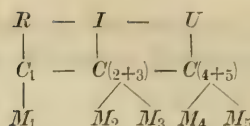
<sup>1</sup> M. LÉBOUCQ, *Anatom. Anzeiger*. II. 1887.

ausschließlich an  $U$  oder daneben auch noch an ein Carpale distale. Aus folgender Zusammenstellung möge die verschiedene Anordnung erhellen:

4 oder 5 Carpalia distalia. $M_1$ verbunden mit Carpale distale.	Hyperoodon Ziphius Mesoplodon Epiodon Oulodon Pontoporia Inia Globiocephalus	$M_5$ verbunden mit Carpale distale.	
3 Carpalia distalia. $M_1$ verbunden mit Carpale distale.	Orea Platanista? Lagenorhynchus? Delphinus	$M_4$ verbunden mit Ulnare allein oder gleichzeitig mit Carpale distale.	$M_5$ direkt mit Ulnare verbunden.
2 Carpalia distalia. $M_1$ verbunden mit Radiale.	Sotalia Tursiops Phocaena Grampus Pseudorca Physeter	$M_4$ verbunden mit Carpale distale.	

Aus unseren Schemata und unserer Tabelle geht zunächst mit Sicherheit hervor, dass allen Cetaceen ein Intermedium in typischer Lagerung zukommt — manchen außerdem noch ein Pisiforme. Sicher ist es ferner, dass in den einzelnen Fällen, wo fünf distale Carpalia vorkommen (Hyperoodon, Ziphius), dies die GEGENBAURschen  $C_{1-5}$  sind; das radial und ulnar gelegene Carpale proximale ist demnach ein echtes Radiale und Ulnare. Wenn wir von diesem Carpus ausgehen mit seinen acht Carpalia (Pisiforme nicht mitgezählt), so wird uns die Reduktion der Carpalelemente bei Mesoplodon, wovon oben zwei Schemata gegeben wurden, verständlich durch die Annahme, dass zunächst  $C_1$  und  $C_5$  (von Hyperoodon) verschmolzen sind zu einem Carpale, mit welchem  $M_1$  und  $M_5$  verbunden sind. Auf diesem Zustand steht der Mesoplodon von MALM. Gegen eine solche Annahme ist wohl nichts einzuwenden. Verschmelzung von  $C_1$  und  $C_5$  wird ja doch auch allgemein angenommen zur Erklärung des Hamatum der pentadactylen Säugethiere. Eine gleiche Verschmelzung kann auch  $C_2$  und  $C_3$  treffen. Mit dem hierdurch entstandenen einzigen Stück verbindet sich  $M_2$  und  $M_3$ ; wie beim Mesoplodon von TURNER, VAN BENEDEN und GERVAIS. Thatsächlich hat hier die Verschmelzung ihre Spuren noch hinterlassen, wie wir oben sahen. Demgemäß finden wir hier folgendes Schema:





Ohne Schwierigkeit haben wir so aus dem Zustand mit fünf distalen Carpalia den Zustand mit drei distalen Carpalia abgeleitet. Ein Blick auf die Schemata für Oulodon, Inia, Pontoporia und Globiocephalus auf pag. 625 lenkt uns aber auf neue Fragen. Wir sehen  $M_5$  in Verbindung treten mit  $U$ , was weiterhin für alle übrigen Cetaceen gilt. Ist dies durch Wegfall von  $C_5$  oder durch Verbindung von  $C_5$  mit  $U$  zu erklären? Wir möchten uns für erstere Annahme entscheiden, jedoch in dem Sinne, dass  $C_5$  in so fern weggefallen ist, dass es historisch so frühzeitig mit  $C_4$  verschmolz, dass es nicht mehr zur Entwicklung, vielleicht nicht einmal mehr zur Anlage kommt:  $C_4$  mithin potentia auch noch  $C_5$  enthält. Hierfür spricht Folgendes:

1) Bei Mesoplodon sehen wir die Verschmelzung von  $C_4$  und  $C_5$  faktisch geschehen. Durch diesen Process entsteht auch das Hamatum anderer pentadactyler Säugethiere, was dessen Artikulation mit  $M_4$  und  $M_5$  erklärt.

2) Bei Mesoplodon bidens verbindet sich  $C_{III}$ , entstanden durch Verschmelzung von  $C_4$  und  $C_5$ , mit  $M_4$  und  $M_5$ . Bei Epiodon patachonicum aber, ein südamerikanischer Ziphiide, der wahrscheinlich nichts Anderes als ein Mesoplodon bidens ist, fand BURMEISTER<sup>1</sup>, dass  $M_5$  mit  $U$  artikulierte. Nun wird man doch nicht annehmen wollen, dass  $C_{III}$  von Epiodon etwas Anderes sei als  $C_{III}$  von Mesoplodon.

3) Bei Oulodon Grayi steht  $M_5$  gleichzeitig mit  $U$  und mit  $C_{III}$  in Verbindung.

4) Ontogenetisch entsteht  $C_5$  bei Hyperoodon zu allerletzt, und zwar so spät, dass es erwachsenen Exemplaren noch fehlen kann. was dafür spricht, dass dieses distale Carpale im Begriff steht, auch hier in Wegfall zu kommen.

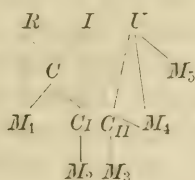
Ich komme somit zu dem Schlusse, dass bei den Cetaceen mit drei resp. zwei distalen Carpalia dasjenige Carpale, das zwischen Intermedium und Ulnare liegt — mithin das Carpale distale ulnare — den Werth des GEGENBAUR'schen  $C_4$  und  $C_5$  hat; faktisch oder potentia aus deren Verschmelzung entstanden ist.

<sup>1</sup> BURMEISTER, Anales del Museo publico de Buenos-Aires. Vol. I. 1864—1869.

Bei den Cetaceen mit drei distalen Carpalia hat weiterhin das radial gelegene distale Carpale die Bedeutung von  $C_1$ , während das mittlere entstanden ist aus Verschmelzung von  $C_2$  und  $C_3$ . Hierfür sprechen die Verbindungen der Metacarpi 1—3 mit den genannten Carpalia, wie sie unsere Schemata oben für Mesoplodon, Oulodon, Inia, Pontoporia und Globiocephalus vorführen.

Schwieriger aber ist die Beantwortung der Frage nach der Bedeutung des radialen, distal gelegenen Carpale bei den Cetaceen mit nur zwei distalen Carpalia, sowie nach der Bedeutung des proximal gelegenen radialen Carpusstückes, das wir bisher  $R$  genannt haben. Das erstgenannte distale Carpale nun möchte ich nach Analogie mit den übrigen Cetaceen für eine Verschmelzung von  $C_2$  und  $C_3$  halten, wozu gut passt, dass mit diesem Knochenstück  $M_2$  und  $M_3$  sich verbindet. Hieraus folgt, dass  $R$  alsdann entweder thatsächlich Radiale ist, während  $C_1$  weggefallen ist; oder aber Radiale + Carpale (Scapho-trapezium mancher Autoren). Für eine Verschmelzung ist mir keine Thatsache bekannt geworden. LEBOTCCQ scheint hiervon nichts gesehen zu haben, eben so wenig ich bei einzelnen Embryonen von Delphiniden, die allerdings nicht mehr sehr jugendlich waren. Auch wüsste ich aus einer vergleichenden Betrachtung keine Stütze für diese Ansicht beizubringen. Höchstens könnte in diesem Sinne verwerthet werden, dass bei einzelnen Formen mit dem fraglichen  $R$  außer  $M_1$  auch  $M_2$  noch sich verbindet, jedoch stets so, dass  $M_2$  seine Hauptverbindung mit  $C_I$  hat.

An der anderen Seite spricht für gänzlichen Wegfall von  $C_1$ , dass auch der radiale Finger starke Rückbildung bis zu gänzlichem Schwunde erfuhr. Auch giebt *Platanista gangetica* hier vielleicht einen Fingerzeig. Nach den Figuren bei VAN BENEDEN und P. GERVAIS zu urtheilen, kommt hier ein Centrale vor. In einem Falle zeichnen sie es radialwärts von  $C_I$ , so dass sich  $M_1$  noch eben mit diesen Knochen verbindet und wir folgendes Schema erhalten:



Radialwärts vom Centrale muss noch ein Carpale 1 gelegen haben, welches verschwunden ist.

Das Resultat unserer Betrachtung lautet mithin folgendermaßen und schließt sich dabei in manchen Punkten der wichtigen Deduktion TURNER's an.

Die proximale Reihe (Procarpus) besteht aus drei Stücken: Radiale, Intermedium und Ulnare, zu welchen sich in einzelnen Fällen ein Pisiforme hinzugesellt. Intermedium bleibt stets selbständig, auch das Ulnare scheint keine Verschmelzung einzugehen mit einem Knochen der distalen Reihe. Nur theilweise geschieht eine solche bei *Oulodon Grayi*. Dessgleichen bleibt das Radiale vollständig selbständig in allen Fällen wo fünf, vier oder drei distale Carpalia sich finden: während bei den Cetaceen, wo nur zwei Carpalia distalia vorhanden sind, die Möglichkeit besteht, dass das Radiale ein »Scapho-trapezium« ist. Bewiesen ist dies aber bisher noch nicht.

Die distale Reihe (Mesocarpus) kann bestehen aus fünf, vier, drei oder zwei Carpalia. Im ersten Falle beantworten sie den GEGENBAUR'schen  $C_{(1-5)}$ . Die Zahl vier entsteht durch Verschmelzung von  $C_4$  und  $C_5$  zu einem Stück entweder thatsächlich oder potentia. Sind nur drei Carpalia distalia vorhanden, so entsprechen diese wohl meist:  $C_1$ ,  $C_{(2+3)}$ ,  $C_{(4+5)}$ ; obwohl die Möglichkeit des Ausfallens von  $C_3$  (wie FLOWER dies will) für manche Fälle zugegeben werden muss und es auch zweifelhaft ist, ob  $(C_{4+5})$  wirklich diese beiden Elemente enthält, wie wir gleich sehen werden.

Die äußerste Reduktion auf zwei Carpalia erklärt sich endlich durch Wegfall von  $C_1$ , wobei es fraglich bleibt, ob  $C_1$  gänzlich verloren ging oder in einzelnen Fällen wenigstens mit  $R$  sich verband zu einem Scapho-trapezium. Hinsichtlich der alsdann noch übrig bleibenden beiden distalen Carpalia erheben sich neue Fragen. Entsprechen sie  $C_{(2+3)}$  und  $C_{(4+5)}$ ? Oben stellte ich es so vor, jedoch mit Einschränkung. Für das radial gelegene distale Carpale möchte ich auch jetzt noch diese Ansicht festhalten und es mithin als  $C_{(2+3)}$  deuten. Was aber das ulnar gelegene anlangt, das oben als  $C_{(4+5)}$  gedeutet wurde, so steht dies bei *Tursiops tursio*, *Lagenorhynchus albirostris*, *Delphinus delphis* und anderen nicht mehr in Kontakt mit  $M_5$ , so dass es vielleicht richtiger als  $C_4$  aufzufassen wäre. Dies würde sich alsdann gut anschließen an unsere oben ausgesprochene Vermuthung, dass bei *Tursiops* und *Lagenorhynchus* der Carpusknochen, der bisher stets als Ulnare gedeutet wurde, gar kein Ulnare ist, sondern ein Carpale distale, mithin  $C_5$ . Das Ulnare wäre nach dieser Ansicht zuweilen noch als kleines Carpusstück selbständig vorhanden, wie in den zwei Fällen, die ich von *Tursiops* beschrieb (Fig. 1 und 2).



oder aber es ist nur in der Jugend vorhanden, wie ich es von einem jungen *Lagenorhynchus* anzeigte (Fig. 8), um später zu verschwinden oder mit dem Intermedium sich zu verbinden. Bei anderen Formen käme es — so weit wir bis jetzt wissen — gar nicht mehr zur Anlage, so vielleicht bei *Delphinus*.

Wir können uns somit vorstellen, dass längs zweierlei Wegen der Reduktion der Carpus schließlich nur noch aus fünf Elementen besteht. Beide entwickelten sich aus einer Flosse mit acht Carpal-Elementen, wie sie *Hyperoodon* aufweist. In dem einen Endgliede der Kette blieb *R*, *I*, *U* und zwei *Carpalia* distalia ( $C'_{2+3}$  und  $C'_{4+5}$ ) in dem anderen Endgliede der Reduktion verschwand *U*, auf welche Weise denn auch, so dass drei distale *Carpalia* blieben ( $C'_{2+3}$ ,  $C_1$ ,  $C_5$ , von denen letzteres einem *U* gleicht und auch als solches bisher gedeutet wurde.

Umstehende Schemata mögen diese beiden Reihen vorstellen, die mithin beide endigen in einer isomorphen Carpusform, jedoch von ganz verschiedener Bedeutung.

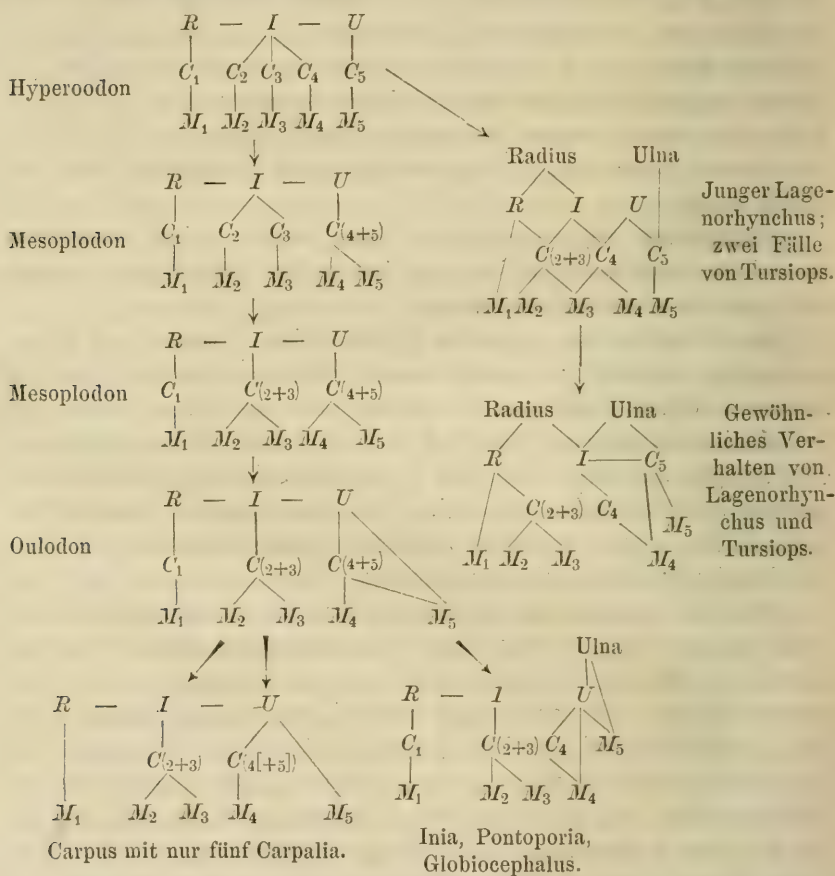
Ist die im Schema gegebene Ansicht über *Tursiops* und *Lagenorhynchus* richtig, so würde unsere frühere Tabelle erhebliche Änderung erleiden müssen. Vorläufig aber steht Alles noch auf hypothetischem Boden. Dass wir hierauf unsere letzten Auseinandersetzungen aufbauten, geschah in erster Linie, um die Aufmerksamkeit auf Thatsachen zu lenken, die eine andere Deutung des reducirten Carpus zulassen, als bisher versucht wurde.

Vereinzelt kommt ein Centrale vor.

Was die Deutung der Handwurzelelemente seitens früherer Autoren angeht, so geht *GEGENBAUR* gleichfalls von *Hyperoodon* mit seinen vier distalen *Carpalia* — wie sie das *VROLIK'sche* Exemplar aufwies — aus. Er deutet diese wie bei den übrigen Säugethieren, dergleichen die drei proximal gelegenen *Carpalia*. Anlangend die zweite Reihe heißt es weiter bei *GEGENBAUR*<sup>1</sup>, »dass von *Hyperoodon* aus eine Reihe der Zahlenreduktion der *Carpalia* zu erkennen ist, die bis zum Vorkommen eines einzigen Stückes an der Stelle von vieren führt«. Diese Reduktion durch Verschmelzung zu erklären soll aber nur dann Gültigkeit haben, wenn man sich dieselbe nicht im Laufe der individuellen Entwicklung geschehen denkt, sondern während großer Entwicklungsperioden. »Wenn wir also das einzige Carpalstück der zweiten Reihe beim Zwergwal als vieren entsprechend

<sup>1</sup> C. GEGENBAUR, Carpus und Tarsus. pag. 49.

betrachten, so darf damit nicht der Gedanke verbunden werden, dass in der Anlage dieses Stückes vier getrennte Theile vorhanden gewesen wären, die sich zu einem vereinigt hätten.« In der Thatsache, dass wir oben einige Fälle bekannt machen konnten, in denen dennoch individuell Verschmelzung zur Reduktion der Carpalelemente führt, ist gerade durch ihr ausnahmsweises Auftreten eine Stütze dieser Darlegung GEGENBAUR's.



Nach VAN BAMBEKE<sup>1</sup> besteht die erste Reihe des Carpus der Delphiniden aus Radiale, Intermedium und Ulnare; die zweite aus Carpale 2 (trapézoid) und Carpale 3 (grand os). FLOWER<sup>2</sup> schließt sich für die proximale Reihe dieser Ansicht an. Für die distale Reihe

<sup>1</sup> VAN BAMBEKE, Mém. de l'acad. de Belgique. Coll. in 8°. 1865.

<sup>2</sup> W. FLOWER, Trans. Zool. Soc. of London. Vol. VI. pag. 360 sq.

aber nimmt er eine Zusammensetzung aus drei Elementen bei Odontoceti an, indem diese Zahl sich finde bei Hyperoodon, Beluga und Monodon, oder aber auf zwei reducirt sei, was meistens der Fall ist.

Sind drei vorhanden, so vergleicht FLOWER sie mit dem trapezoid, capitatum (magnum) und hamatum (unciforme): blieben aber durch Reduktion nur zwei übrig, so scheinen ihm diese »to correspond best with the trapezoid and unciforme, the magnum being either absent or amalgamated with the trapezoid«. Für diese von VAN BAMBEKE abweichende Anschauung bringt FLOWER eine Anzahl guter Gründe. Auf die Punkte, in denen ich mich genöthigt sehe von ihm abzuweichen, brauche ich nach meiner obigen Deduktion wohl nicht mehr näher einzugehen. Eben so wenig auf die Ansicht MALM's, die oben bereits besprochen wurde. Bei ihm spielen Verschmelzungen von  $R$  mit  $C_1$  (Scapho-trapezium) und von  $U$  mit  $C_4$  (?) (Cunei-unciforme) eine große Rolle.

TURNER endlich, in seiner mehrerwähnten schönen Abhandlung, nimmt fünf distale Carpalia als die typische Zahl an. Verminderung derselben »may be due either to one or more centres of ossification not having formed in the carpal cartilage, or to the fusion with each other of ossific nuclei, which were distinct in the younger condition of the same carpus«.

Zu ähnlicher Ansicht kam ich durch das Studium mir vorliegender Präparate und durch Benutzung der Litteratur und von Abbildungen.

Nochmals aber möchte ich hervorheben, dass ich meine Erklärung des Carpus der Odontoceti nur als einen Versuch betrachtet wissen möchte. Zu einem endgültigen Resultate kann nur das Studium sehr viel zahlreicherer, gut konservirter Carpi führen als die bisher untersuchten und abgebildeten, was wohl das Auffinden eines neuen proximalen Carpalelements bei Tursiops und Lagenorhynchus am allerbesten illustriert.

Wegen der Schwierigkeit des zu beschaffenden Materiales ist von embryologischer Untersuchung, die gerade hier berufen wäre das meiste Licht zu verbreiten, nicht allzu viel zu erwarten.

Embryonen von Phocaena und Delphinus, allerdings wenig zahlreich und schon ziemlich reif, haben mich wenigstens nichts gelehrt, sie glichen vollkommen den Carpi der Erwachsenen.

LEBOUCQ<sup>1</sup> behauptet allerdings in einer kürzlich erschienenen dankenswerthen Mittheilung: »La main des Cétacés est un organe plus

<sup>1</sup> H. LEBoucQ, Anatom. Anzeiger. II. 1887. pag. 202.



parfait à l'état embryonnaire qu'à l'état adulte. Chez le fœtus le carpe est plus compliqué etc.«. Anlangend den Carpus nun ist mir diese Deduktion aus seinen angeführten Thatsachen nicht deutlich geworden. Danach ist wenigstens das Verhältnis des fötalen zum erwachsenen Carpus nicht komplicirter als das gleiche Verhältnis bei anderen pentadactylen Säugethieren. Zunächst untersuchte er *Delphinus delphis* und *Phocaena communis*. Von beiden sagt er selbst ausdrücklich, dass »les cartilages carpiens sont disposés comme chez l'adulte«. Bei *Monodon* findet er fünf distale Carpalia, wogegen vom erwachsenen Thiere nur drei distale Carpalia angegeben werden. wie dies noch jüngst durch FLOWER<sup>1</sup> geschah. Derselbe giebt aber auch für *Hyperoodon* nur drei distale Carpalia an, obwohl wir jetzt wissen, dass gerade beim erwachsenen Thier fünf vorkommen und dass jetzt schon die Skelete wahrscheinlich häufiger sind, in denen die Hand vier, als solche, in denen sie drei distale Carpalia besitzt. Ohne Frage besitzt das jüngere Skelet nur drei Carpalia distalia in knöchernem Zustande, das ältere vier; eine Zahl, die endlich bis fünf steigen kann. Wir wissen gar nichts darüber, ob dies nicht auch bei *Monodon* der Fall ist. Eine Vergleichung zwischen fötalen und erwachsenen Handwurzeln der Cetaceen stößt gerade auf Schwierigkeiten, wo Herr LEBOUcq sie wahrscheinlich am wenigsten sucht. Zu einer solchen Vergleichung müsste man über Carpi von vollständig erwachsenen Thieren verfügen, — die Cetaceen scheinen aber sehr lange Zeit nöthig zu haben, bis ihr Carpus erwachsen ist — diese Carpi müssten frisch untersucht oder zu solchem Zwecke feucht konservirt werden, um auch die knorpelig gebliebenen Carpalia mitzählen zu können. So lange man nicht über solche Objekte verfügt, scheinen mir Schlüsse von so weittragender Bedeutung, wie Herr LEBOUcq sie zieht, sehr gewagt, vor Allem, wenn man über so wenige Formen verfügt. Wegen eben dieser Schwierigkeiten, die aus der Beschaffung des geeigneten gleichartigen Materials hervorgehen, habe ich meine obige Zusammenstellung nur auf die knöchernen Elemente des Carpus basirt. Sie hat daher nur einen provisorischen Charakter, operirt aber auch nur mit derselben Fehlerquelle.

Das für *Monodon* Gesagte gilt nun in gleicher Weise auch für *Beluga*, wo LEBOUcq vier distale Carpalia findet. Dass endlich bei beiden ein Centrale vorkommt, kann doch auch nicht Anlass werden, um den Carpus des Fötus so viel komplicirter zu nennen. Das

<sup>1</sup> FLOWER, Osteology of Mammalia. 1885. pag. 301.

Centrale ist doch allmählich ein integrierendes Stück der Handwurzel der Pentadactylia geworden, wie ja LEBOUCC mit in erster Linie durch seine schönen Untersuchungen klar gelegt hat. Untersucht man nun gar Globiocephalus, so kommt man zum Schlusse, dass hier der fötale Carpus viel einfacher ist, als der erwachsene. Mein Befund an einem Fötus stimmt genau mit dem von LEBOUCC überein, dass er aus *R*, *I*, *U* und weiterhin aus  $C_1$ — $C_4$  zusammengesetzt ist. Vom erwachsenen Thiere aber gab ich oben eben so wie TURNER das Vorkommen eines Centrale an, von dem sich mithin beim Fötus bisher nichts fand. Solche Thatsachen ermahnen gewiss zur Vorsicht.

Dies gilt auch für die Behauptung von LEBOUCC, dass beim Fötus die Phalangen viel zahlreicher sind, als beim Erwachsenen, was ein schwerwiegender Einwand wäre gegen die von J. RYDER und mir aufgestellte Ansicht, dass die Hyperphalangie eine adaptive, phalangenartige Segmentation sei eines über die dritte Phalanx hinaus verlängerten Knorpelstrahles. Was nun Phocaena communis und Delphinus delphis angeht, muss ich Herrn LEBOUCC vollkommen Recht geben. Auch ich überzeugte mich, dass beim Fötus die Zahl der knorpeligen Phalangen größer ist, als die der theilweise verknöcherten Phalangen der erwachsenen Flosse, was darauf beruht, dass einige der Endphalangen des Fötus zu einem Knorpel verschmelzen.

Ich fand folgende Verhältnisse bei Phocaena communis:

Fötus von 32,5 cm Länge: Hand 32 mm. Zahl der Phalangen 1, 8, 8, 4, 1.

Dessgleichen bei erwachsenen Individuen 1) 2, 7, 7, 4, 2. 2) 2, 7, 7, 4, 1.

Delphinus delphis, Fötus von 18,1 cm Länge. Länge der Hand 18 mm. Phalangenzahl 2, 9, 7, 4, 2 (?). Fötus von 20,3 cm. Handlänge 23 mm. Phalangenzahl 2, 10, 7, 4, 2. Die höchste Phalangenzahl vom erwachsenen Thiere wird von VAN BENEDEK und GERVAIS zu 1, 9, 6, 2, 1 angegeben. Sehr bedeutend ist der Unterschied mithin nicht. Ähnliche Unterschiede findet LEBOUCC bei Monodon und Beluga. Hier muss aber ohne Frage die Phalangenzahl der erwachsenen Thiere einer neuen Revision unterworfen werden.

So gern ich mich dem von LEBOUCC eingeschlagenen Wege anschließen möchte, um die Erklärung der Hyperphalangie dem hypothetischen Boden zu entziehen, auf dem ich mithalf, sie aufzu-

bauen. so scheint mir doch auch dieser Weg noch nicht gesichert. Folgende, allerdings vereinzelt Thatsache, ist gerade das Gegentheil von dem, was LEBOUcq behauptet. Bei einem Neugeborenen von *Globiocephalus* von 61 cm Länge finde ich folgende Phalangenzahl: beim radialen Finger beginnend 2, 10 (oder 9), 9 (oder 8) 3. 2. Die doppelten Zahlen beruhen darauf, dass der dritte und vierte Finger in einen Knorpelstrahl endigt, nach der Spitze zu ohne deutliche Segmentation. Unter dem Mikroskope sieht man undeutlich eine andere Gruppierung der Knorpelzellen, als Andeutung einer zukünftigen pseudo-artikulären Spaltenbildung. Doch auch im günstigsten Fall ist die Phalangenzahl kleiner als beim erwachsenen Thiere. Bei diesem doch finden wir folgende Zahlen, gleichfalls mit dem radialen Finger anhebend: 4, 14, 11, 3, 1<sup>1</sup> und diese Angabe ist eher zu niedrig, vor Allem für den dritten Finger. Vermuthlich ist die Zahl größer, indem eine oder einige kleine Phalangen im Knorpelende der Finger übersehen wurden. — Da nun *Globiocephalus* unter den *Odontoceti* wohl die längste Hand hat, ist mein Befund, dass hier mit dem Wachsthum des Thieres die Zahl der Phalangen zunimmt, von erhöhtem Interesse. Wichtig wäre es auf diesen Punkt hin von der langhändigen *Megaptera longimana* Fötus, junges und erwachsenes Thier zu vergleichen.

Wir finden mithin bei Cetaceen zweierlei Zustände: in dem einen wird die Zahl der Phalangen postembryonal größer (*Globiocephalus*), in dem anderen aber wird sie kleiner (*Phocaena*, *Delphinus*). Für diese beiden letztgenannten Cetaceen schließe ich mich bezüglich des Thatsächlichen mithin LEBOUcq an, dies kann ich jedoch nicht bezüglich seiner Erklärung dieser Thatsache thun. Diese postembryonale Abnahme der Phalangenzahl möchte ich vielmehr, eben so wie G. BAUR<sup>2</sup> es thut, so erklären, dass die von den Cetaceen erworbene große Phalangenzahl bei einigen — bis jetzt wissen wir es nur von *Phocaena* und *Delphinus* — mit Verkürzung der Flosse wieder abnimmt. In dieser Auffassung werde ich bestärkt durch meinen Fund, dass bei excessiver Größe der Flosse des erwachsenen Thieres die Phalangenzahl postembryonal zunimmt. Ich stelle mir somit vor, dass aus der pentadactylen Hand eines Land-

<sup>1</sup> Bei FLOWER, *Osteology of Mammalia* lautet die Phalangenzahl 1, 3, 9, 14, 4. An einer erwachsenen Flosse, die mir vorlag, waren die Phalangen des dritten Fingers noch alle erhalten, ihre Zahl war 11. Die übrigen Finger waren an der Spitze verletzt; bezüglich dieser folgte ich daher FLOWER.

<sup>2</sup> G. BAUR, *Biolog. Centralblatt*. 1887. pag. 493.



säugethieres mit der Phalangenzahl 2, 3, 3, 3, 3, die Flosse der Cetaceen sich entwickelte mit größerer Anzahl der Phalangen wenigstens für den zweiten, dritten und vierten Finger. Diese größere Zahl kann nun wieder abnehmen im Laufe der individuellen Entwicklung, während sie bei Verlängerung der Finger, mithin der Flosse, über alles Maß hinaus — wie bei *Globiocephalus* — im Gegentheil postembryonal noch zunimmt.

Wichtig ist nun, dass bei *Sirenia* — wie kürzlich H. GADOW fand, was G. BAUR<sup>1</sup> mittheilt, die Phalangenzahl postembryonal zunimmt, um die für Landsäugethiere typische Anzahl zu überschreiten.

Übrigens beweist die Dissonanz, die sich jetzt schon kund giebt, nachdem erst drei Arten (*Phocaena*, *Delphinus* und *Globiocephalus*) mit vollständig gegentheiligem Ergebnis untersucht sind, dass das letzte Wort noch nicht gesprochen ist, dass aber auch die von J. RYDER, G. BAUR und mir ausgesprochene Hypothese vorläufig noch nicht aufgegeben zu werden braucht, vielmehr an Kraft gewonnen hat.

## II. Über den Magen der Cetaceen.

Bekanntlich ist der Magen der Cetaceen ein zusammengesetzter Magen: eine Thatsache, die seit Langem, seit den maßgebenden Untersuchungen J. HUNTER's bis in unsere Tage hinein, wiederholt Anlass gegeben hat, ihn mit dem zusammengesetzten Magen der Wiederkäufer zu vergleichen. Man wollte von verschiedener Seite in dieser scheinbaren Übereinstimmung gern einen der Punkte sehen, wodurch die Cetaceen den Ungulaten wenigstens angenähert würden, falls man nicht gar ein Zeichen inniger Verwandtschaft hierin erblickte.

Ausführlich habe ich früher das Für und Wider dieser Ansichten beleuchtet<sup>2</sup> und kam dabei zum Resultat, dass bei genauer Untersuchung jede Übereinstimmung schwindet, da sie nur auf Äußerlichkeiten beruht. Ich präcisirte meine Auffassung dahin, dass die gut bezahnte Urform der Cetaceen einen einfachen Magen hatte, schlauchförmig wie derjenige der *Pinnipedia* mit umgebogenem Pylorustheil. Letzterer erlitt alsdann zuerst Veränderungen durch Anpassung der Cetaceen an die Lebensweise auf hoher See, wodurch die Kaufunktion Änderungen erlitt, herabgesetzt wurde, endlich ganz einging. Hierdurch zerlegte sich der Pylorustheil in eine verschieden große Anzahl

<sup>1</sup> G. BAUR, *Biolog. Centralblatt*. 1887. pag. 493 und *American Naturalist*. 1887. pag. 840.

<sup>2</sup> MAX WEBER, *Studien über Säugethiere*. Jena 1886. pag. 54 seq.

Abtheilungen. Später sackte sich auch bei den meisten Arten die Cardia pansenartig aus, um als Kropf zu funktioniren.

Seit jener Mittheilung bin ich in den Besitz neuen Materials gelangt, auch ist inzwischen eine werthvolle Arbeit von Sir W. TURNER erschienen, deren Resultat gleichfalls mithilft die Basis einer, über ein weiteres Gebiet sich verbreitenden Vergleichung zu legen.

Der Reflexion sei jedoch zunächst das Thatsächliche vorangeschickt.

Ich beginne mit der Darlegung der Ergebnisse einer histologischen Untersuchung des Magens von *Lagenorhynchus albirostris* Gray, der früher auf seinen makroskopischen Bau hin an einem anderen Orte<sup>1</sup> von mir besprochen wurde. Zwischendurch soll die Histologie des Magens von *Phocaena communis* erläutert werden; einmal der bequemen Vergleichung wegen, ferner zur Illustration des Details des Magens von *Lagenorhynchus*, der gerade für Detailfragen nicht ausreichend genug konservirt war. Endlich rechtfertigt die Thatsache, dass, so weit mir bekannt, noch kein Cetaceen-Magen einer histologischen Untersuchung unterzogen wurde, gewiss eine möglichst ausbreitete Besprechung.

Hieran sollen gleichartige Mittheilungen, nach eigener und nach Untersuchung Anderer, über *Balaenoptera*, *Mesoplodon*, *Globiocephalus*, *Delphinus*, *Hyperoodon* sich anschließen, um Material zu liefern für eine alsdann folgende Vergleichung des Magens der Cetaceen unter einander und Herleitung der verschiedenen Magenformen aus einander und aus einfacheren Zuständen.

An der Hand des beigefügten Holzschnittes sei zunächst auf die Vertheilung des Magens von *Lagenorhynchus albirostris* gewiesen.

Der Ösophagus geht bei *O* über in den langen, spitz zulaufenden Sack *I*. Dieser öffnet sich durch eine sehr weite Mündung in seiner oberen Hälfte in die zweite Abtheilung *II*, die halbkugelförmig ist. Durch eine kanalartige Öffnung communicirt die zweite Abtheilung mit der dritten *III*, wie die Richtung der Pfeile angiebt. Abtheilung *III* ist halbkugelförmig und mündet durch eine einfache Öffnung in den gleichfalls kugeligen Anfang (*IVa*) der vierten Magenabtheilung, deren weitere Fortsetzung *IVb* schlauchartig ist und bei *P* durch eine

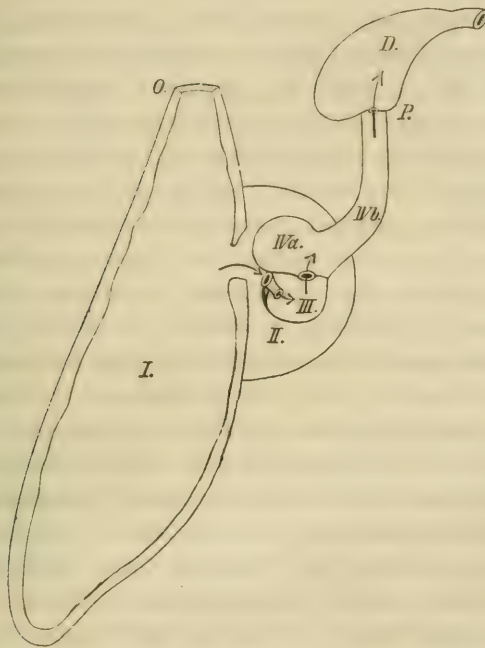
---

<sup>1</sup> Tijdschrift d. nederl. Dierkundige Vereeniging. Deel. I. 2. Serie. 1887. pag. 13. In der Zusammenstellung der Litteratur über *Lagenorhynchus*, die ich an genanntem Orte gegeben, habe ich leider eine Arbeit von J. MURIE (Journ. Linnean Soc. 1871) übersehen.

äußerst feine pyloriale Öffnung übergeht in den aufgeblasenen Anfang des Duodenum (*D*).

Während nun die verhornte, drüsenlose Schleimhaut der ersten Magenabtheilung eine direkte Fortsetzung ist des Ösophagus, hat die zweite Abtheilung eine andere Schleimhaut. Beider Grenze endet scharf an der weiten Kommunikations-Mündung. Die Schleimhaut des zweiten Magens ist zunächst außerordentlich dick und außerdem

Fig. 1.



#### Magen von *Lagenorhynchus albirostris*.

*O* Einmündung des Ösophagus, *P* Pylorus, *D* erweiterter Anfang des Duodenum, *I*–*IV* die verschiedenen Magenabtheilungen. Die Pfeile deuten die Richtung an, in der die aufgenommene Nahrung sich fortbewegt.

noch in hohe Falten erhoben, die unregelmäßig vier- bis sechseckige Felder umschließen, die wieder durch niedrigere Falten zweiter und dritter Ordnung durchschnitten werden. Einigermassen erinnert daher diese Schleimhaut auch durch ihre Windungen an die Gehirnoberfläche eines Säugethieres. Ich habe früher<sup>1</sup> versucht, eine genaue Abbildung hiervon zu geben.

Ganz abweichend hiervon, aber unter einander übereinstimmend,

<sup>1</sup> MAX WEBER, Tijdschrift der nederl. Dierkundige Vereeniging. I. 1887.



ist die Schleimhaut der dritten und vierten Abtheilung; sie ist äußerst dünn und glatt, aber von zahlreichen feinsten Öffnungen durchbohrt, die zum Theil nur mit der Lupe sichtbar sind.

Erheblich weicht hiervon der oftmals beschriebene Magen von *Phocaena communis* ab: Der Ösophagus setzt sich in einen Sack fort, dessen Epithelium die direkte Fortsetzung des Ösophagus darstellt. Dieser Sack kommuniziert gleich an seinem Ursprung aus dem Ösophagus mit der zweiten Magenabtheilung, die einigermaßen die Gestalt eines Rohres hat und genau so, wie der zweite Magen von *Lagenorhynchus*, eine äußerst dicke, gleichfalls in Leisten oder Falten erhobene Schleimhaut besitzt: Falten, die aber regelmäßig der Längsachse der Magenabtheilung parallel verlaufen und höchstens durch Zweitheilung oder Gabelung die Regelmäßigkeit stören. Als dann folgt eine äußerst kleine Abtheilung, die kaum diesen Namen verdient, vielmehr, wie MURIE<sup>1</sup> es bei anderen Cetaceen gethan hat, »communicating passage« genannt werden sollte.

Wie sie zwischen der zweiten und vierten Abtheilung eingeklemmt liegt, ist aus dem Holzschnitt 5 auf pag. 650 ersichtlich. Die letztgenannte Abtheilung ist wieder röhrenförmig und doppelt gebogen, um mit einem eingeschnürten Pylorus zu endigen.

Was den feineren Bau der Schleimhaut der ersten Magenabtheilung bei *Lagenorhynchus* und *Phocaena* angeht, so erhält schon das unbewaffnete Auge Sicherheit, dass diese Abtheilung eine Aussackung des Ösophagus ist. An ihrer freien Oberfläche ist nämlich die 0,8 mm dicke Epithellage verhornt: sie wird genau so wie die dicke Epidermis der Haut der Cetaceen durch hohe Bindegewebspapillen durchsetzt, die bis zur Hornschicht reichen. Als einzige Abweichung von der Haut ist nur zu verzeichnen, dass Pigmente gänzlich in der Magenschleimhaut fehlen und die verhornten und abgeplatteten Zellen ihren Kern noch besitzen. Die Bindegewebslage ist bei *Lagenorhynchus* 2,5 mm dick. Die Muskellage besteht zu äußerst aus einer 1,5 mm dicken Längsschicht; nach innen folgt die 4 mm dicke cirkuläre Muskelschicht, deren am meisten einwärts gelegene Bündel theilweise losgesprengt und in reichliches, Blutgefäße führendes Bindegewebe eingebettet, einen schrägen Lauf annehmen können.

*Phocaena* stimmt genau hiermit überein, nur sind die angegebenen Maße kleiner.

<sup>1</sup> J. MURIE, Transact. Zool. Soc. London. VIII. 1873.

Vom zweiten Magen wurde schon auf die Bildung hoher Falten der Schleimhaut gewiesen, auch habe ich sie in der früher citirten Mittheilung über *Lagenorhynchus* bildlich dargestellt.

Auf Querschnitten sieht man, dass diese Leisten auf folgende Weise entstehen (vgl. Fig. 9). Auf den Peritonealüberzug folgt die Muscularis, die aus zwei einander unter rechtem Winkel schneidenden Lagen besteht, alsdann eine Bindegewebslage, die zahlreiche Blutgefäße führt und die eigentliche Schleimhaut trägt. Diese Bindegewebslage erhebt sich nun zu äußerst hohen Leisten, in welche die zahlreichen Blutgefäße unserer Bindegewebschicht gleichfalls eindringen und hier wie dort unter einander anastomosiren und stark geschlängelt verlaufen, so dass die ganze Schicht den Charakter einer Spongiosa erhält. Alsdann folgt die enorm dicke (4—5 mm) Schleimhaut, die ausschließlich zusammengesetzt ist aus langen schlauchförmigen Drüsen, von der Länge der Dicke der Schleimhaut und so eng neben einander liegen, dass auf der Oberfläche der Schleimhaut Öffnung neben Öffnung sichtbar wird. Das Ende der Drüsen ist seltener einfach blind: meist zerlegt sich der Drüsenschlauch (Fig. 10, in zwei bis drei Blindschläuche. Gerade diese Neigung der Theilung des Schlauchendes erinnert schon gleich an die Pepsindrüsen des Magens anderer Säugethiere und des Menschen, wie sie z. B. durch NUSSBAUM beschrieben und abgebildet sind. Genau hierzu passt auch die Art der zelligen Elemente (Fig. 10 und Querschnitt Fig. 11).

Verfolgt man nämlich die Drüse von ihrer Mündung, so sieht man zunächst das gewöhnliche Magenepithelium in den Drüsenschlauch eindringen. Bei *Lagenorhynchus* nur  $\frac{1}{15}$  der Länge des Drüsenschlauches weit. Alsdann treten vereinzelt viel größere Zellen auf (16—28  $\mu$ ), die bald recht zahlreich werden und durch ihre Größe und feinkörnigen Inhalt ganz den bekannten Pepsinzellen gleichen. Der Raum, der zwischen ihnen übrig bleibt, wird durch kleinere Zellen (10—12  $\mu$ ) angefüllt. Die Lumenweite der Drüsen beträgt 60  $\mu$ . Neben der Abweichung in der Art der Faltenbildung bei *Phocaena*, die oben schon als mehr regelmäßig längsverlaufend bezeichnet wurde, und der minderen Dicke der Schleimhaut (2—3 mm), herrscht im Übrigen vollständige Übereinstimmung mit *Lagenorhynchus*, nur sind die Zellen etwas kleiner: Pepsinzellen 24  $\mu$  (Kern 4  $\mu$ ), Hauptzellen 8—10  $\mu$ . Erwähnt sei hier, dass bereits F. E. SCHULZE<sup>1</sup> Labdrüsen von *Phocaena communis* nachwies. Da

<sup>1</sup> F. E. SCHULZE, Arch. f. mikroskop. Anat. III. pag. 178.

er aber über den Magen selbst weiter nichts mittheilt, wurde seine übrigens so wichtige Abhandlung hier nicht ferner erwähnt.

Die Schleimhaut der dritten Magenabtheilung ist bei *Lagenorhynchus* dünn (1 mm) und zeigt, neben vereinzelt stehenden Grübchen, bei Lupenvergrößerung zahlreiche, 50—70 selten bis 100  $\mu$  von einander entfernte Poren. Die hierdurch ausmündenden Drüsenschläuche sind sehr eigenthümlich. In Fig. 14 habe ich versucht sie nachzubilden, wie man sie, aber nur bei verschiedener Einstellung des Mikroskops, zu sehen bekommt. Bald nach seiner Ausmündung nämlich zerlegt sich der Drüsenschlauch in zwei bis vier Schläuche, die einander nun weiterhin spiralg umknäueln, wobei sie sich wieder zertheilen können, so dass daraus ein wirres Durcheinander von Schläuchen entsteht, die in einander geschlungen sind. So weit dies der schlechte Erhaltungszustand noch erkennen ließ, war der Zellinhalt ein gleichartiger, jedenfalls fehlten große Pepsinzellen gänzlich; denn diese wären gut erhalten geblieben, wie ja der zweite Magen auswies. Auch TURNER<sup>1</sup> fand mehrere Wochen nach dem Tode im Magen von *Mesoplodon bidens* die Pepsinzellen noch erhalten, während die übrigen Zellen der Schleimhaut des Magens und der Drüsen stark macerirt waren. Die Pepsinzellen scheinen somit der Verwesung langen Widerstand zu leisten.

Von ganz anderer Art ist die dritte Magenabtheilung der *Phocaena*. Zunächst ist sie so klein — worauf oben bereits gewiesen wurde —, dass sie den Blicken mancher Untersucher entgangen ist; sie ist denn auch topographisch kaum mehr als ein Anhängsel des zweiten Magens. Dem entspricht aber nur zum Theil der histologische Bau. Nach Dicke der Schleimhaut und Faltenbildung derselben könnte sie zwar noch dem zweiten Magen zugezählt werden, auch aus dem Grunde, dass hier gleichfalls schlauchförmige Drüsen die ganze Dicke der Schleimhaut durchsetzen und den Drüsen der zweiten Abtheilung in Vertheilung, Endigung, kurz im Habitus vollkommen gleichen — nur fehlen Pepsinzellen gänzlich. Ausschließlich eine Sorte von Zellen bekleidet die Wand der Drüsenschläuche. Hierdurch weist sich diese kleine Abtheilung als zur vierten Magenabtheilung gehörig aus. Diese aber ist sowohl bei *Lagenorhynchus* als auch bei *Phocaena* schlauchförmig, nur dass sie bei *Lagenorhynchus* noch mit einer Anschwellung beginnt.

Die Schleimhaut ist dünn (bei *Phocaena* 0,9—1 mm; bei *Lagenorhynchus* 0,7 mm), besät mit zahlreichen Drüsenmündungen, die 20.

<sup>1</sup> TURNER, Journ. of Anat. and Physiol. 1885. pag. 157.



höchstens 40  $\mu$  von einander entfernt sind und in Drüsen führen, von circa 20  $\mu$  Lumenweite. Selten sind diese Schläuche einfach, fast immer in zwei bis drei Blindschläuche zertheilt, eine Zertheilung, die ungefähr im oberen Drittel oder in der Hälfte der Länge des Schlauches erfolgen kann (Fig. 12 und 13). Vielfach bildet auch das blinde Ende einige flache, unregelmäßige Spiraltouren, oder windet sich einigermaßen knäueiförmig auf, kann selbst ein wenig kugelig angeschwollen sein. Stets aber behalten die Drüsen den typisch tubulösen Bau bei. Ihr Epithel ist ein gleichartiges (im Mittel 9—10  $\mu$  hoch) und wechselt höchstens in Größe, je nach dem Lumen und der Form der Drüse.

Von *Lagenorhynchus* wurde bereits angegeben, dass die Schleimhaut etwas dünner sei; demgemäß sind auch die Drüsen, die im Übrigen gleichen Bau wie bei *Phocaena* haben, kürzer, auch ist ihr Abstand von einander größer (40—60  $\mu$ ); dafür ist aber ihr Lumen weiter (40—50  $\mu$ ) als bei *Phocaena*.

Das Resultat unserer Untersuchung ist mithin, dass die vier Abtheilungen des Magens von *Phocaena* und *Lagenorhynchus* in drei Abtheilungen zusammengefasst werden können: Die erste Abtheilung hat ein verhorntes, dem Ösophagus gleiches Epithel, die zweite eine weiche, faltenreiche Schleimhaut, reich an Pepsindrüsen, die dritte und vierte Abtheilung hat eine dünne glatte Schleimhaut, mit gleichfalls schlauchförmigen Drüsen, die, wenn sie auch in der Art ihrer Zertheilung Verschiedenheiten aufweisen können, dennoch im feineren Bau übereinstimmen, der uns zwingt, sie für Schleimdrüsen zu halten.

Vergleicht man nun mit diesem Befunde die Beschreibungen anderer Cetaceen-Mägen, so kann man doch, trotzdem diese Beschreibungen meist nur das makroskopisch Sichtbare behandeln, zu wichtigen Schlüssen gelangen, sobald nur das Wesen der Schleimhaut einigermaßen genau in seinem Äußeren charakterisirt ist. Nach der kürzlich erschienenen Publikation TURNER'S<sup>1</sup>, in welcher kurze Beschreibungen des Äußeren verschiedener Cetaceen-Mägen ziemlich vollständig aus der Litteratur zusammengestellt sind, wäre es überflüssig, nochmals hierauf einzugehen. Nur auf Folgendes sei gewiesen.

Dass der Magen von *Delphinus delphis* sich unseren beiden oben beschriebenen auch seinem histologischen Bau nach eng anschließen muss, wäre schon aus Beschreibungen, wie sie RAPP<sup>2</sup> und

<sup>1</sup> W. TURNER, Journ. of Anat. and Physiol. 1885. pag. 150 seq.

<sup>2</sup> RAPP, Die Cetaceen. 1837. pag. 134.

CUVIER<sup>1</sup> gegeben, zu erschließen. Nachgewiesen wird es durch die Untersuchung von BOULARD und PILLIET<sup>2</sup>. Diesen zufolge hat von den vier Magenabtheilungen die erste, voluminöseste »les mêmes caractères anatomiques que l'oesophage«. Die zweite, viel kleinere Abtheilung, hat eine sehr dicke Schleimhaut mit stark entwickelter Drüsenlage, die nach der Beschreibung Pepsindrüsen sind. Die dritte und vierte Magenabtheilung haben gleiche Struktur, in so fern beide »renferment des glandes en tubes longues flexueuses à leur extrémité profonde, entièrement tapissées par des cellules prismatiques et courtes, présentant une légère cuticule«. Die Muskelhaut beider Abtheilungen stimmt überein mit derjenigen der zweiten Abtheilung: sie besteht aus zwei glatten Muskellagen.

Die französischen Forscher betrachten daher die erste Magenabtheilung als eine Aussackung des Ösophagus; die zweite soll dem Fundus ventriculi der übrigen Mammalia entsprechen, während die dritte und vierte der Pylorusregion beantworten soll, in so fern als ihre Drüsen den morphologischen Charakter der Pylorusdrüsen haben.

Aus der Art, wie J. MURIE<sup>3</sup> die Schleimhaut des Magens von *Globiocephalus melas* beschreibt, lässt sich Übereinstimmung mit den von uns untersuchten Mägen folgern. Den ersten Magen vergleicht MURIE mit dem Pansen der Wiederkäuer, den zweiten mit der zweiten Magenabtheilung von *Phocaena*. Die Schleimhaut der folgenden Abtheilungen nennt er dünn und glatt, sie dürfen somit wohl, auch was ihren Drüsenbau angeht, der dritten und vierten Abtheilung von *Phocaena* und *Lagenorhynchus* gleich gesetzt werden.

J. MURIE<sup>4</sup> hat ferner festgestellt, dass der Magen von *Grampus rissoanus* ganz mit dem von *Globiocephalus* übereinstimmt. Von *Orca gladiator*, die fünf Magenabtheilungen hat, sagt J. REINHARDT<sup>5</sup> bezüglich der ersten Abtheilung, dass sie ist »lined with the epidermis of the oesophagus«.

Genaue Nachrichten über den Magen von *Platanista gangetica* besitzen wir von J. ANDERSON<sup>6</sup>, der ausdrücklich das Epithelium

<sup>1</sup> G. CUVIER, *Anat. comparée*. T. IV b. sec. édit. pag. 79.

<sup>2</sup> BOULARD et PILLIET, *Journ. de l'anat. et phys.* 1884. pag. 432.

<sup>3</sup> J. MURIE, *Trans. Zool. Soc. London*. VIII.

<sup>4</sup> J. MURIE, *Journ. of Anat. and Physiol.* 1870.

<sup>5</sup> J. REINHARDT, *The species of the genus Orca*. translated in *Recent Memoirs on Cetacea*. Ray Soc. 1866. pag. 158.

<sup>6</sup> ANDERSON, *Anat. and Zool. researches of the two expeditions to Western-Yunnan*. Vol. I. London 1878.

der ersten Abtheilung verhornt nennt, wogegen die zweite Cylinder-Epithelium hat mit zahlreichen Drüsen. Die Drüsen der dritten Abtheilung vergleicht er mit den Drüsen am pylorialis Ende des Magens des Schweines.

BURMEISTER<sup>1</sup> gab eine Beschreibung des Magens von *Pontoporia Blainvillei*, der vier Abtheilungen hat. Obwohl nur das Äußere besprochen wird, die Epithelbekleidung aber keine Erwähnung erfährt, möchte ich doch auf einen ähnlichen Bau schließen, wie er für die Delphiniden oben konstatiert wurde, um so mehr, als BURMEISTER selbst einen Vergleich zieht mit den Delphiniden und, was das Wesentlichste ist, die zweite Magenabtheilung mit der zweiten von Delphinus und *Phocaena* vergleicht. Wenig ist noch bekannt vom Magen des *Physeter*. DE SANCTIS<sup>2</sup> theilt nichts hierüber mit, wohl aber JACKSON<sup>3</sup>, der dem *Physeter* drei Magenabtheilungen zuschreibt und von der ersten sagt, dass sie bekleidet werde von einer Fortsetzung der Schleimhaut des Ösophagus.

Von dem Schema, das wir bis jetzt bei allen genannten *Odontoceti* zurückfanden, dass nämlich die erste Magenabtheilung eine Aussackung des Ösophagus, die zweite ein Pepsinmagen ist, während die verschiedenen zahlreichen folgenden Abtheilungen mit glatter, dünner Schleimhaut, ohne Pepsindrüsen, dem pylorialis Theil des einfachen Säugethiermagens gleich zu setzen sind, von diesem Schema weichen die *Ziphiiden* belangreich ab.

Nach TURNER's<sup>4</sup> Untersuchung nämlich enthält die Schleimhaut der ersten Magenabtheilung von *Mesoplodon bidens* reichlich Pepsindrüsen. Ich konnte Drüsen in der ersten Magenabtheilung des *Hyperoodon rostratus* konstatiren. Mit Recht lenkte ferner TURNER die Aufmerksamkeit darauf, dass die erste Abtheilung des Magens von *Epidodon australe* in der Faltenbildung der Schleimhaut, wovon BURMEISTER<sup>5</sup> eine genaue Abbildung gab, übereinstimmt mit der gleichen Magenabtheilung des *Mesoplodon* und *Hyperoodon*, wonach der Rückschluss wohl erlaubt ist, dass gleiche Übereinstimmung auch in der feineren Struktur bestehen möge. Mit Recht schließt TURNER

<sup>1</sup> BURMEISTER, *Anales del Museo publico de Buenos-Aires*. I. 1864—1869. pag. 419.

<sup>2</sup> DE SANCTIS, *Atti de' Lincei. Mem. Ser. III. Vol. IX.*

<sup>3</sup> JACKSON, *Boston Journ. of Nat. Hist.* V. 1845.

<sup>4</sup> W. TURNER, *Journ. of Anat. and Phys.* 1885. pag. 147.

<sup>5</sup> BURMEISTER, *Anales del Museo publico de Buenos-Aires*. I. 1864—1869. Tab. XVIII fig. 4.



ferner, dass diese erste Magenabtheilung der Ziphioiden gleich sei der zweiten der übrigen Odontoceten: eine Ansicht, der ich mich vollkommen anschließe. Bevor ich dies näher begründe, sei erst noch der Magen der *Mystacoceti* geprüft.

Zur Untersuchung lag mir der Magen eines 227 cm langen Fötus von *Balaenoptera Sibbaldii* Gray vor. Erhaltungszustand und Alter des Fötus waren gerade nicht besonders günstig für eine histologische Untersuchung, immerhin aber gut genug zur Erledigung unserer Frage, wobei es ja hauptsächlich nur auf mikroskopische Definition der Schleimhaut der verschiedenen Magenabtheilungen ankommt.

Von letzteren konnte ich drei unterscheiden. Die erste ist sphärisch nach links in die Länge gezogen. Die zweite ist länglich röhrenförmig; am Anfang etwas weiter und hier theilweise hinter der ersten gelegen. Beide kommunizieren durch eine verhältnismäßig weite Öffnung, die nur wenig vom Ösophagus entfernt ist. Die dritte Abtheilung endlich beginnt mit einer Anschwellung und geht ohne deutliche äußere Grenze in das Duodenum über, thatsächlich aber kommunizieren beide nur durch eine äußerst feine Öffnung (Pylorus).

Die Schleimhaut der ersten Abtheilung ist glatt, ohne Drüsen. Verhornung der Zellen ist natürlich an diesem fötalen Magen noch nicht wahrzunehmen; wir dürfen ihn aber gewiss der ersten Magenabtheilung der *Phocaena* z. B. gleich setzen. Hierfür spricht auch die Thatsache, dass die Schleimhaut des zweiten Magens bereits die eigenthümliche Faltenbildung zeigt, die an Gehirnwindungen erinnert und die bei den Ziphioiden von der ersten Magenabtheilung, bei den übrigen Odontoceti aber von der zweiten bereits beschrieben wurde. Wichtiger noch ist es, dass die verzweigten tubulösen Drüsen dieser Abtheilung auch bei *Balaenoptera* schon deutlich Pepsinzellen erkennen lassen; durch ihre Größe heben sie sich sofort ab von den übrigen Zellen.

Auch die dritte Abtheilung zeigt auf ihrer Schleimhaut Falten oder richtiger flache Erhebungen; diese verlaufen jedoch regelmäßig in der Länge. Die tubulösen Drüsen, die sich hier finden, enthalten keine Pepsinzellen.

Mikroskopische Untersuchungen des Magens anderer *Mystacoceten* sind mir nicht bekannt; wohl aber kann man aus der Beschreibung des Äußeren der Magenschleimhaut, wie sie ESCHRICHT und CARTE und MACALISTER gegeben haben, einige Rückschlüsse auf den feineren Bau machen. Bei ESCHRICHT<sup>1</sup> liest man Folgendes über den Magen

<sup>1</sup> ESCHRICHT, Unters. über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849. pag. 99.

von *Balaenoptera rostrata* und *Megaptera boops*: »Die Speiseröhre und der erste Magen sind mit einem dicken Epithelium versehen bis an den Eingang zum zweiten Magen, wo es plötzlich wie abgeschnitten aufhört.« »Die Schleimhaut dieses zweiten Magens ist ganz weich, röthlich, bei den kleineren Föten mit unzähligen kleinen rundlichen Erhabenheiten besetzt, bei den größeren gewissermaßen in ein Netzwerk umgebildet, bei den geborenen Individuen aber hauptsächlich in der Form von wellenförmigen, dicken, weichen Erhöhungen: im Wesentlichen offenbar dieselbe Bildung wie im zweiten Magen des Braunfisches und des Entenwals<sup>1</sup>. . . »Die Schleimfläche des dritten Magens war in den von mir untersuchten Bartenwalen in so fern ebenfalls mit der im dritten Magen des Braunfisches und Entenwals übereinstimmend, als sie sich glatt, schwach faltig und wenig blutreich zeigte.«

Diese Übereinstimmung meiner Beschreibung mit dem Befunde ESCHRICHT's wird größer — auch wohl für die uns interessirenden Detailfragen — durch die Bemerkung ESCHRICHT's<sup>1</sup>, dass der zweite Magen der Wale im Allgemeinen »der eigentliche oder Pepsindrüsenmagen« ist. Während ESCHRICHT mithin bei *Balaenoptera rostrata* und *Megaptera boops*, eben so wie ich bei *Balaenoptera sibbaldii*, nur drei Magenabtheilungen findet, beschreibt PERRIN<sup>2</sup> vier, CARTE und MACALISTER<sup>3</sup> gar fünf. Dass dieser Unterschied aber nicht von tieferer Bedeutung ist, wissen wir, wenn wir festhalten, dass der pylorale Theil des Magens es ist, der in mehr oder weniger zahlreiche Abtheilungen sich zerlegen kann.

Man liest zwar bei CARTE und MACALISTER<sup>4</sup> vom fünften Magen: »its walls were studded with numerous glandular follicles«. . . und weiterhin: »This cavity seemed to be more especially the seat of gastric secretion, and so probably of digestion« — ein Beweis hierfür ist aber nicht weiter beigebracht. Auch hier werden wohl nur pylorale Schleimdrüsen vorgelegen haben, wie wir sie bei anderen Cetaceen fanden. Aus der Bezeichnung »cuticular lining«, die dem ersten Magen von den beiden englischen Autoren zugesprochen wird, schließe ich, dass derselbe verhornt war, während die Beschreibung der Schleimhaut des zweiten Magens mit unserem bisherigen Befunde gut

<sup>1</sup> ESCHRICHT, l. c. pag. 41.

<sup>2</sup> PERRIN, Proc. Zool. Soc. of London 1870.

<sup>3</sup> CARTE and MACALISTER, Trans. Roy. Soc. of London 1868. pag. 246.

<sup>4</sup> CARTE and MACALISTER, l. c. pag. 246 seq.

übereinstimmt, in so fern als die Schleimhaut bedeckt war mit zwei Systemen von hohen Falten, die einander schneiden.

Weitere Belehrung ist einer Mittheilung, die J. MURIE<sup>1</sup> über den Magen von *Balaenoptera musculus* gegeben, kaum zu entnehmen. Genannter Magen hatte vier Abtheilungen. Von dem zweiten heißt es, dass »its mucous surface was reddish and partly covered with a brown slimy substance«.

Auf der bisherigen Darlegung fußend komme ich somit zu folgendem Schlusse.

Außer den Ziphioiden zeigt der Magen der Cetaceen diesen Bau:

1) Die erste Magenabtheilung ist charakterisirt durch ein dickes, verhorntes Epithelium, ohne Drüsen, mit dicken Muskelwänden. Sie ist eine direkte Aussackung des Ösophagus.

2) Die zweite Abtheilung besitzt eine weiche, dicke Schleimhaut, die entweder regelmäßige Falten (*Phocaena* z. B.) besitzt oder unregelmäßige, zuweilen an Gehirnwindungen erinnernde. Tubulöse Drüsen mit großen Pepsinzellen charakterisiren diese Abtheilung.

3) Alsdann folgt eine verschieden große Anzahl Abtheilungen — zuweilen nur eine, zuweilen drei, mit individueller Abweichung — die ausgezeichnet sind durch den Besitz von gleichfalls tubulösen Drüsen, denen aber Pepsinzellen ganz fehlen.

Die erste dieser Abtheilungen kann zuweilen einen Übergang bilden von der zweiten Abtheilung zu den auf sie folgenden (*Phocaena*) durch den Aufbau der Schleimhaut; oder aber sich von der vierten Abtheilung durch eine andere Drüsenform abheben (*Lagenorhynchus*). Doch auch in diesen Fällen unterscheidet sich diese dritte Magenabtheilung von der zweiten sofort durch den Mangel der Pepsinzellen. Der ersten Abtheilung vindicire ich die Bedeutung eines Kropfes oder Pansens, in dem Sinne, dass er nur die Speisen beherbergt. Kommt es hier schon zur Digestion, so ist dies nur dem Sekret des zweiten Magens zu danken. Diese zweite Abtheilung ist ein Pepsinmagen und als solcher dem cardialen Theil des typischen Säugethiermagens zu vergleichen.

Die alsdann folgende dritte, vierte etc. Abtheilung möchte ich, alle zusammengefasst, dem cardialen Theile eines einfachen Säugethiermagens gleich setzen. Dass die verschieden große Zahl nicht gegen diese Ansicht streitet, möchte ich aus folgender Erwägung erschließen.

<sup>1</sup> J. MURIE, Proc. Zool. Soc. London 1865. pag. 24.



Zunächst aus der Thatsache, dass die Anzahl dieser Abtheilung bei Individuen derselben Species variiren kann.

Ferner daraus, dass, trotz dieser Verschiedenheit in der Anzahl, der anatomische Bau der verschiedenen Abtheilungen vollständig derselbe ist. Gerade hierin möchte ich aber den Hauptbeweis für meine Auffassung sehen. Der gleiche Bau, die gleiche Drüsenart, mithin die gleiche physiologische Bedeutung der Schleimhaut in den verschiedenen Abtheilungen ist gewiss wichtiger als die Thatsache, dass eben diese Schleimhaut, nebst der Bindegewebs- und Muskellage (und diese nur zum Theil), auf der die Schleimhaut sitzt, eingestülpt ist oder aber nur durch einfache Faltenbildung in verschiedene Abtheilungen zerlegt ist.

Diese Thatsache ist eben weiter nichts als eine Verallgemeinerung der Neigung des Darmkanals der Cetaceen überhaupt, seine Schleimhaut in Falten zu legen.

Vergleichen wir nun mit obiger Auseinandersetzung den Magen von Hyperoodon, Mesoplodon und Epidon — wir dürfen mithin wohl sagen der Ziphioiden im Allgemeinen — dann folgt daraus, dass bei diesen Thieren die erste Magenabtheilung der übrigen Cetaceen mit ihrer drüsenlosen verhornten Schleimhaut fehlt. Der erste Magen der Ziphioiden entspricht dem zweiten der übrigen Cetaceen, wie aus seiner weichen, faltenreichen Schleimhaut hervorgeht, die unzählige Pepsindrüsen enthält.

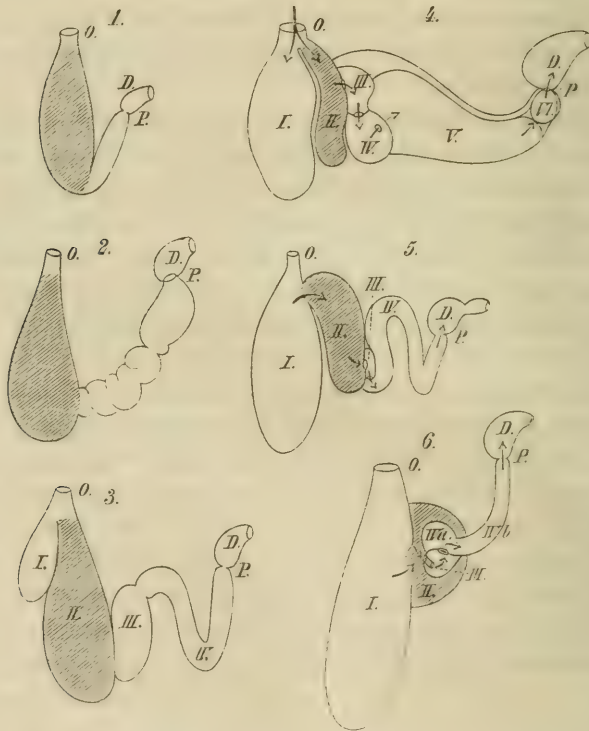
Die darauf folgenden Abtheilungen: sechs bis acht bei Hyperoodon, neun bei Mesoplodon bidens, sieben bei Epidon patachonicum, entsprechen der dritten, vierten etc. Abtheilung der übrigen Cetaceen. In beiden Gruppen sind diese Abtheilungen charakterisirt durch Pylorusdrüsen.

Der Unterschied zwischen den Ziphioiden an der einen und den übrigen Cetaceen an der anderen Seite besteht mithin in dem Fehlen der kropf- oder pansenartigen ersten Magenabtheilung bei ersteren, die kompensirt wird durch die stets zahlreicheren »pylorialen« Abtheilungen.

Von Wichtigkeit für meine weitere Darlegung ist nun, dass eben diese erste pansenartige Magenabtheilung bei den übrigen Cetaceen verschiedenes Verhalten darbietet. Einmal hinsichtlich der Ausdehnung, die sie erreicht, dann auch anlangend die Art ihrer Ausmündung in die zweite Abtheilung, wobei auch der Ösophagus nicht außer Acht zu lassen ist. Was hier gemeint ist, wird erhellen aus den beigegeführten Holzschnitten. Fig. 4 stellt vor den Magen von Globio-

cephalus, nach dem Schema, das TURNER gegeben. Uns interessirt hier die Thatsache, dass die Kommunikation zwischen Abtheilung I und II so hoch ist, dass der Ösophagus sich in beide Abtheilungen öffnet. In dem Magen von *Phocaena* Fig. 5 ist dies nicht mehr der Fall. Der Zugang zum zweiten Magen ist hier von der Einmündungsstelle des Ösophagus abgerückt. Der Magen von *Lagenorhynchus* Fig. 6 stellt ein drittes Stadium dar, indem der Zugang zum zweiten Magen noch mehr vom Ösophagus abgerückt ist und ganz seitlich mit dem ersten Magen kommuniziert.

Fig. 2.



O Einmündung des Ösophagus, P Pylorus, D erweiterter Anfang des Duodenum, I—IV die verschiedenen Abtheilungen des Magens. Die schraffierte ist die mit Pepsindrüsen ausgestattete. Die Pfeile deuten die Richtung an, in der sich die aufgenommene Nahrung fortbewegt.

Diese drei Stadien, die man auch durch andere Cetaceen-Mägen illustriren kann, möchte ich phylogenetisch in der That als drei Entwicklungsstadien auffassen und den Magen der Cetaceen, wor-

auf ich früher schon gewiesen habe, herleiten von einem einfachen Magen, wie ihn die Pinnipedia aufweisen: Holzschnitt Fig. 1. An den sack- oder flaschenförmigen cardialen Theil desselben, dessen Längsachse in der Längsachse des Körpers liegt, schließt sich, scharf abgeknickt, die Pars pylorica an. Diese Magenform haben die Ziphioiden noch bewahrt, nur hat sich bei ihnen die Pars pylorica durch Faltenbildung in eine Anzahl Abtheilungen zerlegt. Bei den übrigen Cetaceen hat letzteres gleichfalls meist Platz gegriffen, woher gleichzeitig diese verschiedenen Abtheilungen verschiedene Form und Lage annahmen: letzteres indem eine Abtheilung stärker wuchs, als die andere und damit vorhergehende oder folgende überdeckte oder in anderer Weise für sich Platz schaffte. Stets aber behielten diese Abtheilungen in der Hauptsache einen gleichen Charakter der Schleimhaut. Hierzu gesellte sich aber bei den Cetaceen, die nicht Ziphioiden sind, eine Ausstülpung des Ösophagus: die erste Magenabtheilung, stets charakterisirt durch verhornendes Epithelium, wie es der Ösophagus hat, ohne Drüsen. Drei Stadien dieser Ausstülpung sind noch bewahrt in unseren schon besprochenen Holzschnittfiguren 4, 5 und 6. Der Übergang aus einem Ziphioidenmagen etwa muss geschehen sein durch eine Magenform, wie sie in Fig. 3 ideell vorgestellt wurde, in welcher der erste Anfang einer ersten Magenabtheilung sich sichtbar macht.

Dieser hypothetische Theil meiner Auffassung hat nun doch einigen, auf Thatsachen ruhenden Untergrund.

Zunächst wird meine phylogenetische Reihe durch die Ontogenese des Magens der Delphine gestützt. Man vergleiche hierzu die Abbildungen, die RAPP<sup>1</sup> vom Magen eines fötalen und eines noch säugenden Delphins gegeben hat, um darzulegen, dass anfänglich der erste Magen, der später unter allen der größte wird, anfänglich klein ist, und dass auch beim geborenen Delphin, der noch von Milch lebt, der »zweite mehr als alle übrigen entwickelt ist«. Der erste ist mithin, phylogenetisch gesprochen, von späterem Datum und muss demgemäß als eine Ausstülpung des Ösophagus aufgetreten sein.

Vom Fötus der *Balaenoptera rostrata* und *Megaptera boops* schreibt ESCHRICHT<sup>2</sup>, dass »eine analoge Veränderung stattfindet mit der von RAPP am Braunfisch nachgewiesenen, obgleich lange nicht so be-

<sup>1</sup> RAPP, Die Cetaceen 1837. Tafel VI.

<sup>2</sup> ESCHRICHT, Untersuchungen üb. d. Nordischen Walthiere. Leipzig 1849. pag. 98.



deutend, nur weit früher eintretend, nämlich schon um die Mitte des Fötallebens «.

Das Resultat meiner Untersuchung des zusammengesetzten Magens der Cetaceen ist mithin folgendes:

1) Wahrscheinlich haben alle Cetaceen mit Ausnahme der Ziphioiden einen Magen, der aus drei Hauptabtheilungen besteht. Die erste ist eine drüsenlose Ausstülpung des Ösophagus. Die zweite entspricht der Cardia des Magens eines Carnivoren etwa; sie ist ein Pepsinmagen. Die dritte kann in mehrere Unterabtheilungen zerlegt werden und entspricht dem pylorialischen Theil des Carnivorenmagens; ihre Drüsen sind Schleimdrüsen.

2) Bei den Ziphioiden kann man nur zwei Hauptabtheilungen unterscheiden, die der zweiten und dritten der übrigen Cetaceen entsprechen. Die Ausstülpung des Ösophagus fehlt hier mithin.

3) Diese Ausstülpung ist erst ein sekundärer Erwerb eines Theils der Cetaceen, als Compensation für den Ausfall resp. Rückgang der Kaufunktion in Folge der Lebensweise, wodurch sich auch die Komplikation des Magens erklärt, die abzielt auf ein längeres Verweilen der ungekauften Speisen im Magen.

4) Der Magen der Cetaceen kann abgeleitet werden von einer Magenform, wie wir sie bei Pinnipedia antreffen, wo der pylorische Theil sich scharf abknickt vom kardialen.

5) Er hat nichts zu schaffen mit dem Wiederkäuermagen. Die scheinbaren Anklänge an diesen reduciren sich auf den Besitz einer ösophagealen Ausstülpung (Pansen) und auf die Vertheilung des Magens in verschiedene Abtheilungen.

6) Durch diese erneute Untersuchung meine ich die frühere Darlegung in meiner Schrift über Cetaceen weiter befestigt und erweitert zu haben.

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

*R* Radius,

*U* Ulna,

*r* Radiale,

*i* Intermedium,

*u* Ulnare,

*C* Centrale,

*C*<sub>1—5</sub> Carpale distale 1—5,

*P* Pisiforme,

*I—V* Metacarpus 1—5.

Knorpelige Theile sind punktirt angedeutet.

Fig. 1

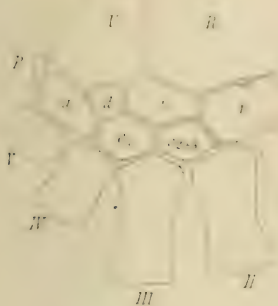


Fig. 2

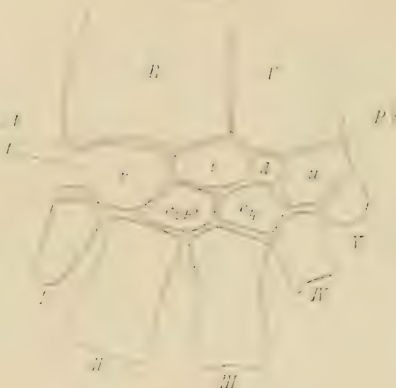


Fig. 4

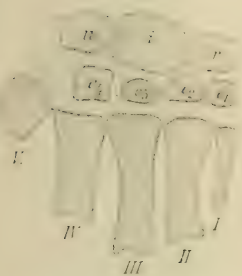


Fig. 5.



Fig. 7

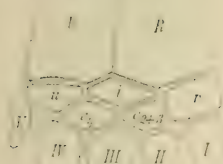


Fig. 3

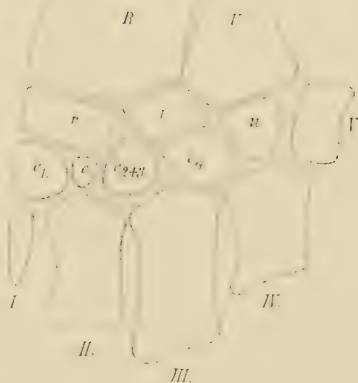


Fig. 6

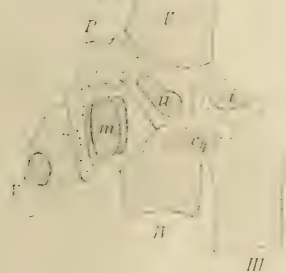






Fig. 8.

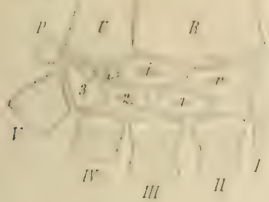


Fig. 14.



Fig. 10.



Fig. 9.



Fig. 13.

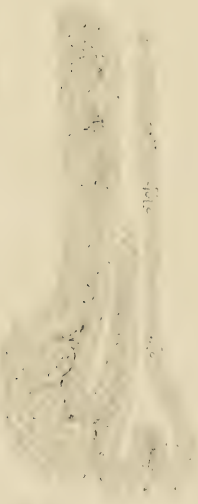


Fig. 12.

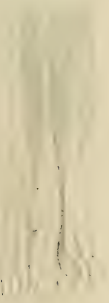
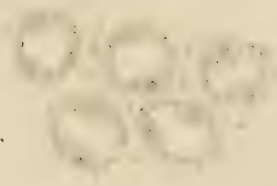


Fig. 11.





## Tafel XXVII.

- Fig. 1. *Tursiops tursio* rechte Hand von der Dorsalfäche gesehen. Radiale mit stark entwickelter Tuberositas navicularis carpi *t*. Zwischen *u* und *i* liegt das fragliche Carpusstück *d* (vgl. Text).
- Fig. 2. *Tursiops tursio* linke Hand eines anderen Individuums von der Dorsalfäche gesehen. Übrigens wie in Fig. 1.
- Fig. 3. *Globiocephalus melas* Palmarfläche der rechten Hand mit Centrale *c*.
- Fig. 4. *Hyperoodon rostratus* ♂ Exemplar von 7,90 Meter Länge. Rechte Hand; *C*<sub>3</sub> war an beiden Händen der kleinste Knochen. An der linken selbst nur ein im Knorpel derart verborgener Knochenkern, dass er anfänglich nicht in die Augen fiel (nach dem frischen Objekt gezeichnet).
- Fig. 5. *Lagenorhynchus albirostris*. ♂ von 2,74 Meter Länge. Dorsalfäche der rechten Hand in frischem Zustande gezeichnet. *P* knorpelig. Über die Bedeutung von *U* vergleiche den Text. Am ulnaren Finger muss *m* als Metacarpus V aufgefasst werden, wie die Epiphysen am proximalen und distalen Ende von *m* erweisen (vgl. die folgende Figur).
- Fig. 6. *Lagenorhynchus albirostris*, dasselbe Thier wie oben. Palmarfläche der Hand und zwar deren ulnare Hälfte zur Demonstration der Epiphyseubildung am Knochenkerne *m* des Metacarpus V. Metacarpus IV ist ganz außer Kontakt mit *U* (vgl. Text).
- Fig. 7. *Delphinus delphis*: Dorsalfäche der rechten Hand.

## Tafel XXVIII.

- Fig. 8. *Lagenorhynchus albirostris* juv. ♂ von 1,79 Meter Länge. Carpus zur Demonstration des neuen Carpalelementes »4« über dessen Deutung man den Text vergleichen möge.
- Fig. 9. Querschnitt durch die Schleimhaut der zweiten Magenabtheilung; eine der hohen Falten ist getroffen. Von *Lagenorhynchus albirostris*.
- Fig. 10. Einzelner Drüsenschlauch aus dieser Magenabtheilung: in seiner unteren Partie mit Haupt- und Beleg- (Pepsin-)zellen. Von *Lagenorhynchus*.
- Fig. 11. Querschnitt durch solche Drüsenschläuche in der Höhe des Vorkommens der Pepsinzellen. Von *Lagenorhynchus*.
- Fig. 12. Schema der Drüsen der vierten Magenabtheilung von *Phocaena communis*.
- Fig. 13. Endstück der Drüsenschläuche der vierten Magenabtheilung von *Phocaena communis*.
- Fig. 14. Drüsenschläuche aus der dritten Magenabtheilung von *Lagenorhynchus*. Kombinationsbild bei verschiedener Einstellung auf einen dickeren Schnitt.



# Bemerkungen zu den Publikationen über die Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern.

Von

Professor F. Blochmann.

---

Ich sehe mich genöthigt, einige Bemerkungen zu machen über die Beziehungen, welche zwischen den Beobachtungen WEISMANN's über die Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern und meinen Untersuchungen über denselben Gegenstand bestehen. Zu diesen Erörterungen werde ich hauptsächlich dadurch bewogen, dass die in mancher Hinsicht nicht ganz das Richtige treffende Darstellung, welche WEISMANN von diesem Verhältnis giebt, Veranlassung wurde, dass in zwei jüngst erschienenen Publikationen das Verdienst, zuerst auf den Unterschied in der Zahl der Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen und bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern hingewiesen zu haben, WEISMANN zugeschrieben wird, während in Wirklichkeit ich der Erste war, der diesen interessanten Unterschied hervorhob.

Die beiden Autoren, welche offenbar durch die WEISMANN'sche Darstellung verleitet, ihm ohne Weiteres die Priorität in dieser Sache zugestehen, sind WALDEYER<sup>1</sup> und BOVERI<sup>2</sup>. Dem Ersteren ist zum wenigsten nicht aufgefallen, dass ich zuerst die Einzahl der Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern betonte, der Andere spricht

---

<sup>1</sup> W. WALDEYER, Über die Karyokinese und ihre Bedeutung für die Vererbung. Deutsche med. Wochenschrift. 1887. pag. 1—40.

Gleichzeitig will ich hier noch zufügen, dass WALDEYER, wenn er über Richtungskörper referirt, wohl auch meine Abhandlung im Morph. Jahrbuch. Bd. XII pag. 544, hätte erwähnen sollen und nicht sich auf die Vorläufige Mittheilung beschränken.

<sup>2</sup> TH. BOVERI, Zellenstudien. Heft I. Jena 1887.

einfach von der »wichtigen Entdeckung« WEISMANN's, ohne meiner Aufsätze auch nur mit einem Worte zu gedenken.

Ehe ich nun das, was ich an der Darstellung WEISMANN's aussetzen habe, genauer erörtere, möchte ich zunächst hier ausdrücklich betonen, dass ein Autor doch nur dasjenige als sein Eigenthum in Anspruch nehmen darf, was er selbst öffentlich ausgesprochen hat, nicht etwa aber auch solche Dinge, welche er sich gelegentlich gedacht hat, ohne sie zu publiciren. Dieser Satz ist eigentlich so selbstverständlich, dass es kaum nöthig scheint, ihn besonders zu betonen. Das Nachfolgende wird aber zeigen, dass dies trotzdem angebracht sein dürfte.

WEISMANN theilte im Anschluss an seine Schrift: Die Kontinuität des Keimplasmas. Jena 1885. (Nr. I) mit, dass es ihm gelungen sei, »die Bildung eines Richtungskörperchens von deutlich zelligem Bau bei den Sommereiern von Daphniden nachzuweisen«. Er gab dann Genaueres über diesen Punkt im Zoologischen Anzeiger Nr. 233 vom 27. September 1886. pag. 570—573 (Nr. II).

Wie bekannt, machte WEISMANN in seiner Schrift über die Kontinuität des Keimplasmas keinen Unterschied zwischen dem ersten und zweiten Richtungskörper und legt darum natürlich auch auf die Zahl der von einem Ei erzeugten Richtungskörper gar keinen Werth. In Übereinstimmung damit ist auch in den beiden erwähnten Mittheilungen nirgends die Einzahl besonders betont.

Überhaupt wird man wohl mit ziemlicher Bestimmtheit annehmen dürfen, dass WEISMANN gerade zu dieser Zeit über die Verbreitung und Bedeutung der Richtungskörperchen etwas unsichere Vorstellungen gehabt haben muss, da die unter seiner Leitung und, wie ich besonders hervorheben will, unter seiner beständigen Kontrolle<sup>1</sup> entstandene Arbeit von STUHLMAN<sup>2</sup> für den größten Theil aller Arthropoden, ganz bestimmt aber für die Insekten das Vorkommen von echten Richtungskörperchen in Abrede stellt. Funktionell sollen die Richtungskörper durch die sog. Reifungsballen ersetzt werden, deren Zahl ganz inkonstant ist, welche aber, wie wir jetzt bestimmt wissen, mit Richtungskörpern gar nichts zu thun haben. Ferner wird in dieser Arbeit als vollständig sicher angegeben, dass im reifen Insektenei kein Kern mehr nachweisbar ist,

---

<sup>1</sup> Cf. Einleitung und Schlusssatz der STUHLMAN'schen Arbeit.

<sup>2</sup> F. STUHLMAN, Die Reifung des Arthropodeneies. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. 1886 (Mitte Juli).

obwohl schon meine direkten Angaben vom Jahre 1881 über das Vorhandensein der Richtungsspindel vorlagen. Aus diesen That-sachen ergiebt sich zur Genüge, dass WEISMANN zu dieser Zeit keineswegs gefestigte Ansichten über das allgemeine Vorkommen von echten Richtungskörperchen im Thierreich und noch weniger über die Bedeutung ihrer Zahl haben konnte. Denn wenn die sog. Reifungsballen, deren Zahl, wie bemerkt, ganz inkonstant ist, funktionell die Richtungskörper vertreten sollen, so durfte er auf die Zahl derselben überhaupt keinen Werth legen!

Ich selbst hatte schon im Mai des Jahres 1884, also mehr als ein Jahr vor dem Erscheinen der »Kontinuität des Keimplasma« mitgetheilt<sup>1</sup>, dass es mir gelungen sei, in den reifen Eiern der Ameisen eine Kernspindel aufzufinden und habe gleichzeitig auf ihre wahrscheinliche Beziehung zur Richtungskörperbildung hingewiesen. Kaum 14 Tage nach der oben citirten Arbeit von STUHLMANN erschien eine ausführlichere Abhandlung<sup>2</sup> von mir, in welcher ich mit Bestimmtheit nachwies, dass entgegen der in der STUHLMANN'schen Abhandlung vertretenen Ansicht, der Eikern bei Insekten persistirt und dass er im reifen Ei sich in eine Spindel verwandelt hat, die ich mit ziemlicher Sicherheit mit der Richtungskörperbildung in Zusammenhang bringen konnte. In Bd. VI Nr. 18 des Biologischen Centralblattes (Nr. 3) theilte ich mit, dass bei den Eiern von *Musca vomitoria* Richtungskörper gebildet werden. Eben daselbst Bd. VII Nr. 4, 1. April 1887; an die Redaktion eingesandt am 9. December 1886 (Nr. 4), veröffentlichte ich weitere Beobachtungen über die Richtungskörper bei Insekten, darunter besonders auch die, dass bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern der Aphiden nur ein Richtungskörper gebildet wird. Dabei hob ich das ein an zwei Stellen durch gesperrten Druck hervor, wies auf die Beobachtungen WEISMANN's an Daphnideneiern hin und sagte dann: »Es wäre von großem theoretischen Interesse zu wissen, ob dabei ein allgemeines Gesetz vorliegt und wie sich dann diejenigen Eier verhalten, welche auf parthenogenetischem Wege männlichen Thieren den Ursprung geben.«

Ich glaube, dies zeigt klar genug, dass ich die Tragweite meiner

<sup>1</sup> F. BLOCHMANN, Über eine Metamorphose etc. Verh. d. naturhist. med. Ver. Heidelberg N. F. Bd. III. Heft 3. pag. 243—246. (Nr. 1.)

<sup>2</sup> F. BLOCHMANN, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift 1886 (1. August). (Nr. 2.)



Beobachtungen zu schätzen wusste, besonders, wenn man beachtet, dass ich dasselbe noch etwas genauer in meiner ausführlichen Abhandlung *Über die Richtungskörper bei Insekteneiern*. Morph. Jahrb. Bd. XII. pag. 544—574 [Nr. 5] pag. 565 wiederholte, wobei ich bemerke, dass mein Aufsatz noch vor WEISMANN's Schrift über die Zahl der Richtungskörper erschien. Gleichzeitig ergibt sich aber auch aus meinen Bemerkungen über diesen Punkt, dass ich schon damals die Bedeutung der beobachteten Thatsachen auf einem anderen Gebiete suchte, als WEISMANN dies jetzt thut.

Etwa ein Vierteljahr nach meiner ersten Mittheilung über diesen Gegenstand (Nr. 4) und fast gleichzeitig mit meiner eben erwähnten Abhandlung (Nr. 5) erschien die Schrift von WEISMANN: *Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung* (datirt vom 30. Mai 1887 [Nr. III]).

Dieser Abhandlung folgte in diesem Spätjahre eine weitere von WEISMANN und ISCHIKAWA<sup>1</sup>: *Über die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern I.* (Nr. IV).

In beiden Abhandlungen sind nun die gegenseitigen Beziehungen unserer Arbeiten in mancher Hinsicht etwas unrichtig dargestellt, und vor allen Dingen ist die ganze Darstellung so gehalten, dass jeder unbefangene Leser den Eindruck gewinnen muss, als hätte WEISMANN schon im Jahre 1885 die Wichtigkeit des Unterschiedes in der Zahl der Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen und bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern erkannt, und als seien meine Arbeiten lediglich eine Bestätigung seiner Befunde. Dem gegenüber hebe ich hier nachdrücklichst hervor, dass WEISMANN vor dem Erscheinen meiner Mittheilung (Nr. 3) im Biologischen Centralblatt nirgends die Einzahl der Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern betonte, sondern dass ich vielmehr der Erste war, der dies aussprach. WEISMANN kann natürlich diese Thatsachen auch nicht aus der Welt schaffen; er sucht sich aber die Priorität scheinbar zu retten, indem er in seinen beiden zuletzt genannten Aufsätzen hervorhebt, dass er in seinen früheren Mittheilungen die Zahl **absichtlich nicht** betont habe<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. III. 1887. Heft 1.

<sup>2</sup> Cf. Nr. III. pag. 16. »Als ich im Juli 1886 (publicirt 27. September) über einen Theil der an parthenogenetischen Eiern gemachten Beobachtungen veröffentlichte, beschränkte ich mich ganz auf die Thatsachen und erwähnte diese Folgerung« d. h. den Unterschied in der Zahl der Richtungskörper bei

Mit dem Zugeständnisse WEISMANN's, das Wichtigste verschwiegen zu haben, könnte ich eigentlich zufrieden sein, denn daraus folgt als ganz selbstverständlich, dass er eine Priorität in dem fraglichen Punkte auf keine Weise beanspruchen kann. Außerdem erlaube ich mir aber doch noch einige Zweifel daran zu hegen, dass WEISMANN schon 1885 die Bedeutung des Zahlenunterschiedes erkannt hatte, denn sonst hätte er wohl in seiner Schrift »Über die Kontinuität des Keimplasmas« das Kapitel über die Richtungskörper und besonders das über Parthenogenese nicht so schreiben dürfen, wie sie geschrieben sind. Und für den Fall, dass diese Abschnitte schon gedruckt waren, als er die Bedeutung des Zahlenunterschiedes erkannte, so hätte er in der Nachschrift um so mehr darauf hinweisen müssen, in wie fern seine Spekulationen durch die neue Entdeckung modificirt würden!

Dass ich hier nicht ganz unrichtig vermuthe, kann man sogar aus WEISMANN's eigenen Publikationen entnehmen. Er sagt, seine früheren Überlegungen referirend in No. III pag. 7—8: »Es war nicht geradezu undenkbar, dass das ovogene Kernplasma voluminöser sei, als das Keimplasma und dass es erst durch zwei successive Theilungen des Kerns vollkommen entfernt werden könne. Ich gestehe zwar, dass mir diese Annahme einiges Unbehagen verursachte, allein es fehlte zunächst an einer sicheren Handhabe, um hier tiefer einzudringen, und so begnügte ich mich einstweilen damit, überhaupt eine Erklärung des physiologischen Werthes der Richtungskörper gefunden zu haben, es der Zukunft überlassend, zu entscheiden, ob sie nicht bloß richtig, sondern auch erschöpfend sei.« Damit gesteht WEISMANN selbst zu, dass er sich zu jener Zeit die Bedeutung des Zahlenunterschiedes noch nicht klar gemacht hatte. Trotzdem sagt er aber an den angeführten Stellen, dass er diesen Unterschied damals schon gewürdigt, dies aber nur nicht öffentlich ausgesprochen habe.

Ferner will ich nicht unterlassen, einige Ungenauigkeiten zu berichtigen, welche WEISMANN beim Citiren seiner eigenen Aufsätze

befruchtungsbedürftigen und parthenogenetischen Eiern) »aus ihnen noch nicht,  
— — — — —«

Nr. IV pag. 1. »Da es theoretisch von Interesse erscheinen musste, dass parthenogenetische Eier Richtungskörper bilden können, so wurde dieser Theil der Beobachtung auch noch in demselben Sommer zu allgemeiner Kenntniss gebracht, der andere Theil derselben aber einstweilen noch nicht betont,  
— — — — —«

Nun hat aber, wie Jeder sofort einsieht, gerade der nicht betonte Theil das bei Weitem größere theoretische Interesse!!

und auch der meinigen passirt sind. Beim Citiren eines Satzes in Anführungszeichen ist doch wohl das erste Erfordernis, dass derselbe genau so wiedergegeben wird, wie er gedruckt ist, dass kein Wort auch nur im geringsten geändert wird, besonders aber dann nicht, wenn dasselbe so zu sagen das punctum saliens der ganzen Sache vorstellt.

Nun sagt WEISMANN Nr. IV pag. 3 (nach meiner Mittheilung Nr. 4 erschienen, wo ich zum ersten Mal den Zahlenunterschied betonte), seine Mittheilung Nr. III citirend: »Schon im Sommer 1886 konnte der eine von uns in gedrängter Darstellung eine Anzahl von Fällen mittheilen<sup>1</sup>, in welchen sich der Vorgang in der angedeuteten Weise abspielte, und es durfte schon damals mindestens doch der Schluss gezogen werden, dass bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden ein echtes Richtungskörperchen bei der Eireifung ausgestoßen wird.« Sehen wir aber den vor meiner erwähnten Mittheilung erschienenen Urtext nach, so ist das ein dort keineswegs durch gesperrten Druck hervorgehoben!!

Auch bei einem Satze, den WEISMANN aus meiner Mittheilung Nr. 4 abgedruckt hat, findet sich eine solche sinnentstellende Ungenauigkeit; nur fällt die Veränderung zufällig gerade umgekehrt aus.

WEISMANN sagt Nr. IV pag. 27: »und BLOCHMANN hat sich deshalb auch ganz richtig darauf beschränkt, hervorzuheben, dass er »stets nur einen Richtungskörper gefunden habe im Gegensatz zu den befruchteten Eiern der drei anderen Insektenarten, wo sich mit derselben Konstanz zwei resp. drei Richtungskörper« finden.« Vergleicht man aber meinen Text, so steht dort »einen« gesperrt gedruckt und »gefunden« in gewöhnlicher Schrift!!

Man sieht leicht ein, dass die kleine, von WEISMANN vorgenommene Änderung den Sinn meines Satzes geradezu umkehrt, aber andererseits mit der ersterwähnten Ungenauigkeit zusammengenommen recht geeignet ist, diejenigen, welche unsere Arbeiten nicht genau vergleichen, zu einer ganz verkehrten Ansicht von dem gegenseitigen Verhältnis derselben zu führen und dadurch die Prioritätsbestrebungen WEISMANN's vortrefflich zu unterstützen.

Eine andere, wenn auch weniger wichtige, so doch ziemlich in die Augen springende Ungenauigkeit zu meinen Ungunsten findet sich auf pag. 28 der citirten Schrift WEISMANN's (Nr. IV). In der Übersicht über die verschiedenen Thierarten, bei deren parthenoge-

<sup>1</sup> Zool. Anz. Nr. 233.



netisch sich entwickelnden Eiern bisher ein Richtungskörper konstatiert wurde, führt er zunächst die sechs Cladocerenarten auf, für welche er im September 1886 das Vorkommen eines Richtungskörpers mitgetheilt hatte und fügt der ersten Art die Jahreszahl 1886 bei; daran reiht er Nr. 7—11 ohne weiteren Vermerk, so dass natürlich Jeder glauben muss, für diese Formen sei die Einzahl des Richtungskörpers auch schon im Jahre 1886 durch seine Untersuchungen bekannt gewesen. Dies ist aber gar nicht der Fall, sondern diese Beobachtungen sind erst im Spätjahre 1887 publicirt worden. Wenn WEISMANN sein Verfahren vielleicht damit begründen will, dass die betr. Beobachtungen bereits im Jahre 1886 gemacht seien, so gilt dies für die meinigen, welche er richtig mit der Jahreszahl ihrer Publikation, 1887, versehen hat, wie ihm wohl bekannt sein dürfte, genau eben so gut.

Der chronologischen Reihenfolge nach muss er meine Beobachtungen zwischen Nr. 6 und 7 stellen.

Weiter stellt WEISMANN auf pag. 26 und 27 seiner zuletzt citirten Schrift die Behauptung auf, dass durch meine Beobachtungen an Aphiden der Beweis für die Einzahl der Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern kaum als mit Sicherheit erbracht angesehen werden könnte. Der Hauptgrund gegen die Zuverlässigkeit meiner Resultate scheint ihm zu sein, dass dieselben auf Schnittserien gewonnen wurden. Nun, dass er gegen Schnittserien von Insekteueiern ein gewisses Misstrauen hegt, ist leicht begreiflich nach den nicht gerade glänzenden Erfahrungen, die er an den STUHLMANN'schen Serien gemacht hat. Ich will übrigens bemerken, dass meine Präparate, besonders diejenigen von *Forda formicaria* derart sind, dass sogar ein wenig geübter Beobachter den Richtungskörper mit voller Sicherheit sieht.

Es ist ja natürlich auch gar nicht einzusehen, warum ich beim Durchmustern von vielleicht 100—120 Eiern der betreffenden Stadien nicht auch einmal zwei Richtungskörper hätte finden sollen, wenn überhaupt zwei solche gebildet würden. Was soll es denn weiter heißen, wenn WEISMANN sagt: »ja, da die ganzen Thiere geschnitten werden mussten, so war es nicht einmal möglich, das Stadium, in welchem ein Ei sich befand, im Voraus zu kennen«. Es ist doch wohl allbekannt, dass sich im Blattlausovarium eine kontinuierliche Reihe von auf einander folgenden Entwicklungsstadien der Eier findet, und da die jüngsten oben liegen, so ist doch nichts leichter, als die richtigen Entwicklungsstadien zu finden; sie finden

sich überhaupt in jedem Thier! Wie soll man es ferner verstehen, »dass Ungleichheiten der Schnitte einen so kleinen Körper sehr wohl auch verdecken oder entfernen können?« Ich will zugeben, dass die wichtige Stelle in dem einen oder dem anderen Schnitte verunglücken kann; aber das wird doch nicht bei 100 Schnitten stets der Fall sein!

Durch solche haltlose und mit Mühe hervorgesuchte Behauptungen wird es wohl kaum gelingen, die Sicherheit meiner Beobachtungen in Frage zu stellen. Dagegen leuchtet ein, dass man in dieser Weise mit »wenn« und »vielleicht« überhaupt jede Beobachtung anzweifeln kann.

Übrigens möchte ich doch noch darauf aufmerksam machen, dass der von WEISMANN geübten und gepriesenen Methode, das ganze Ei zu beobachten, doch kaum geringere Fehlerquellen anhaften, als der Schnittmethode. Denn es ist viel leichter möglich, dass ein Richtungskörper, welcher einem, im Verhältnis zu ihm großen, nach allen Seiten mehr oder weniger leicht rollenden Ei anhaftet, übersehen wird, als dass ein solcher auf einer guten und richtig orientirten Schnittserie sich der Beobachtung entzieht. Wäre dies nicht der Fall, so wäre der Richtungskörper speciell bei den Aphiden von Beobachtern wie METSCHNIKOFF, BÜTSCHLI, WITLACZIL nicht übersehen worden.

Nach alledem kann ich nur nochmals betonen, dass ich der Erste war, der den Zahlenunterschied der Richtungskörper betont hat und dass ich dies unzweifelhaft vor WEISMANN gethan habe, wenn derselbe auch vor mir nachgewiesen hat, dass parthenogenetische Eier überhaupt Richtungskörper bilden.

Es ist darum auch nicht richtig, wenn WEISMANN seine Schrift über die Zahl der Richtungskörper, welche drei Monate nach meiner Mittheilung Nr. 4, wo ich klar und deutlich auf den Zahlenunterschied hinwies, erschien, mit den Worten beginnt: »Bisher legte man keinen Werth darauf, ob von dem Ei einer Thierart ein oder zwei Richtungskörper abgeschnürt werden.« In seiner Abhandlung Nr. IV, die etwa ein halbes Jahr nach meiner erwähnten Mittheilung erschien, wird dasselbe noch einmal wiederholt, pag. 4: »ganz abgesehen davon, dass man gerade der Zahl derselben bisher überhaupt keine Aufmerksamkeit geschenkt hatte«.

Schließlich will ich noch bemerken, dass ich zu meinen Untersuchungen nicht etwa durch die WEISMANN'schen Spekulationen angeregt wurde. Meine Arbeiten wurden, wie bekannt, im Jahre 1881

begonnen und schon vor dem Erscheinen der WEISMANN'schen Schrift über die Kontinuität des Keimplasmas veröffentlichte ich die oben citirte vorläufige Mittheilung, in welcher bereits das Vorhandensein einer Richtungsspindel angegeben wurde.

Da ich meine Resultate an den Eiern von Thieren (Ameisen und Wespen) gewann, bei welchen Parthenogenese bekannt ist, so kam ich, besonders durch die MINOT-BALFOUR'sche Hypothese angeregt, dazu, nach Verschiedenheiten bei der Richtungskörperbildung zu suchen. Das erste Objekt, an welchem ich schon im Sommer 1884 die Frage zu lösen suchte, war die Biene. Ich konnte jedoch nie Eier erhalten, die zur Entscheidung dieser Fragen jung genug gewesen wären. Dass meine Arbeiten über diesen Gegenstand im Jahre 1885 so ziemlich ruhten, findet seinen Grund in der Bearbeitung der mikroskopischen Süßwasserfauna. Nach deren Erscheinen nahm ich meine Untersuchungen energisch wieder auf, wozu mich noch besonders der Widerspruch bestimmte, welcher gegen meine Angaben in der STUHLMANN'schen Arbeit erhoben worden war.

WEISMANN betrachtet meine Arbeiten als werthvolle Stützen seiner Spekulationen, übersieht dabei aber doch, dass nicht alle in denselben niedergelegten Resultate mit seinen Ideen in Einklang zu bringen sind. Bekanntlich unterscheidet WEISMANN im Eikern zwei Stoffe, das ovogene Plasma und das Keimplasma. Das erstere soll die Funktion haben, die Ausbildung des Eies in histologischer Beziehung zu leiten, d. h. also diejenigen Prozesse zu veranlassen, welche die histologischen Eigenthümlichkeiten des Eies, also Größe, Gestalt, Ablagerung und Vertheilung des Dotters etc. bedingen. Das andere dagegen, das Keimplasma, wird, abgesehen von der ihm zugetheilten Funktion der Vererbung, mit der Tendenz ausgestattet, die Furchung, überhaupt die Entwicklung einzuleiten, also das Ei in einen Zellenkomplex zu zerfallen. In Folge dieser verschiedenen Funktionen neigt das ovogene Plasma vor Allem nicht zur Theilung, es strebt nur danach, den Körper des Eies zu vergrößern. Darum muss also dieses, dem Beginn der Furchung entgegenstehende Princip im ersten Richtungskörper entfernt werden, damit dann das Keimplasma in Aktion treten und die Furchung des Eies beginnen kann.

Diese Annahme klingt verlockend, es ist nur schade, dass sie mit den Thatsachen nicht übereinstimmt. Denn dieses, angeblich der Theilung abgeneigte, ovogene Plasma theilt sich in manchen Fällen gerade so regelmäßig, wie das im Ei zurückbleibende



Keimplasma. Es ist schon lange und für verschiedene Eier bekannt, dass der Kern des ersten Richtungskörpers, der also das ovogene Plasma enthält, häufig sich auf indirektem Wege theilt, während eine Theilung beim zweiten Richtungskörper jedenfalls sehr selten, oder überhaupt nicht vorkommt, obgleich doch er gerade zur Theilung neigendes Keimplasma enthalten soll. Ich will es unterlassen, alle Beispiele anzuführen, wo eine solche Theilung des ersten Richtungskörpers beobachtet wurde; ich möchte nur auf den in dieser Beziehung wohl am besten untersuchten Fall hinweisen, nämlich auf *Musca vomitoria*, wo, wie ich nachwies, nach der ersten Theilung des Eikernes ganz regelmäßig und genau gleichzeitig beide Tochterkerne sich wieder theilen, so dass also gerade der angeblich aus ovogenem Plasma bestehende Richtungskern sich regelmäßig indirekt theilt, während hingegen der aus Keimplasma bestehende zweite Richtungskern niemals mehr in eine Theilung eingeht. Ich halte es für unbedingt nothwendig, dass diese Thatfachen bei einer so weitausschauenden Theorie, wie die WEISMANN'sche, in Erwägung gezogen werden und überlasse es dem Autor, die Theorie mit diesen Ergebnissen der Beobachtung in Einklang zu bringen.

Heidelberg, den 27. December 1887.

---

---

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

---













Morphologisch

Band I

OCT 19 193

NOV 4 1939

MAY 7 1942

MAR 16 1956

JAN 14 1969

11 06 5

AL  
SC  
VP

AMNH LIBRARY



100130345